ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 75

5

МАЙ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орел, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karayeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

УДК 582.262.32 : 576.31

© 1990

Т. В. Седова

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЯДРА И ПИРЕНОИДА У *ZYGNEMA* (*CONJUGATOPHYCEAE, CHLOROPHYTA*) ВО ВРЕМЯ ДЕЛЕНИЯ

T. V. SEDOVA. PATTERNS OF THE *ZYGNEMA* (*CONJUGATOPHYCEAE, CHLOROPHYTA*) NUCLEUS AND PYRENOID BEHAVIOUR DURING DIVISION

Интерфазные ядра различных видов *Zygnema* отличаются друг от друга лишь по форме и размерам. В природных условиях митозы наступают обычно вечером, с заходом солнца, и сопровождаются преобразованиями ядер, которые типичны для эукариотических организмов, но наряду с этим выявлены и своеобразные черты, присущие только для данных водорослей. Пиреноид делится надвое посредством перетяжки.

Zygnema G. Ag. — типичный представитель широко распространенных нитчатых зеленых водорослей класса *Conjugatophyceae* (*Chlorophyta*).

Нами было собрано 29 проб зигнемы в течение разных полевых сезонов и в разные их периоды (ранняя весна, лето, осень) при различных погодных условиях, в разное время суток, в разных районах СССР. Деление ядер обычно начинается вечером при заходе солнца. Деление пиреноида удалось обнаружить только в одном образце, зафиксированном в утренние часы (7 ч 20 мин).

Клетки зигнемы обычно одноядерные. Ядро занимает характерное центральное положение между двумя пиреноидами, расположенными в звездчатых хлоропластах. Его форма разнообразна, причем нередко даже в пределах одной нити, но преобладает неправильно прямоугольная и неправильно яйцевидная (рис. 1, *1—4*, *6*, *7*, *9—12*).

Размеры ядер колеблются в весьма широких пределах (3.0—12.0×4.0—15.0 мкм), что согласуется с данными литературных источников (см. таблицу), и в значительной степени коррелируют с размерами клеток.

В процессе роста обычно не только размеры, но и форма ядра подвержены изменению. Последнее чаще всего выражается в вытягивании в направлении длинной оси клетки (рис. 1, *5*, *7*, *8*), иногда очень сильном (в 3 и более раз по сравнению с первоначальными размерами).

Каждое ядро содержит одно (редко два) интенсивно окрашивающееся ядрышко 1.0—3.0 мкм в диам., обычно располагающееся в центре или несколько смещенное к периферии, часто с несколькими более светлыми зонами, так называемыми «вакуолями» (рис. 1, *2*, *7*, *9—11*). Некоторые исследователи (Prasad, Godward, 1966; Vedajanani, Sarma, 1978; Harada, Yamagishi, 1980) обнаруживают еще и трек организатора ядрышка.

Нуклеоплазма имеет вид плотной сеточки, часто с двориком вокруг ядрышка (рис. 1, *2—3*, *11*) и несколькими (рис. 1, *3*, *4*, *7*, *11*), реже значительным числом (рис. 1, *1*, *2*, *5*, *8*, *10*, *12*) глыбок хроматина. Около ядрышка нередко располагается 1, иногда 2, реже 3 околоядрышка, различающиеся по внешнему виду

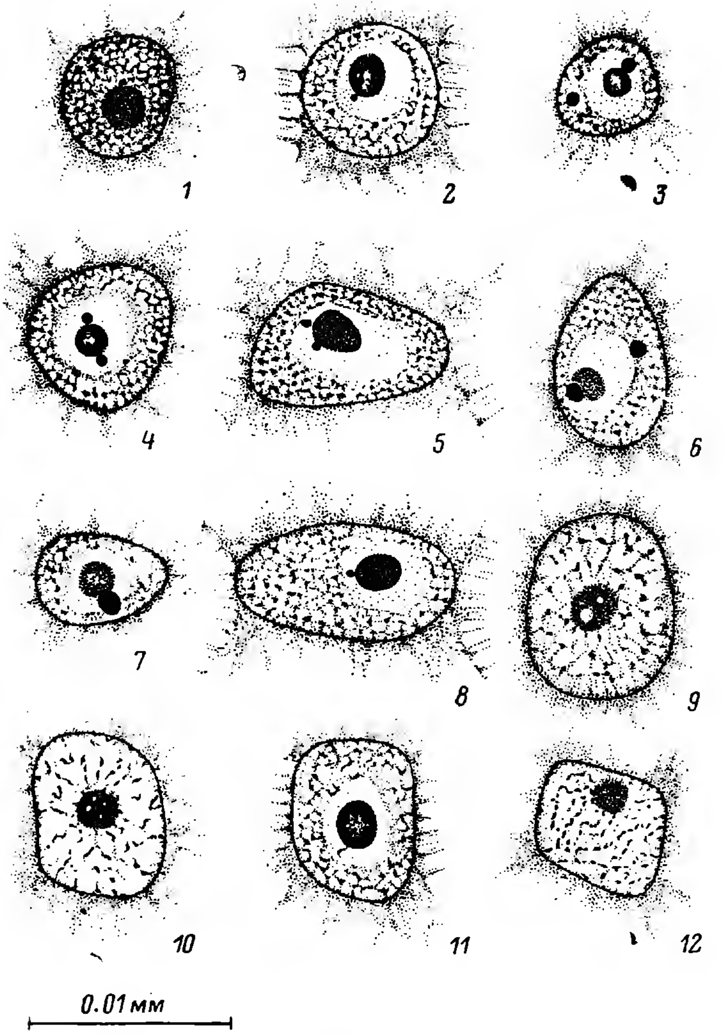


Рис. 1. Интерфазные ядра *Zygnema*.

1, 10, 12 — образец № 404; *2—5, 7, 8, 11* — образец № 361; *6* — образец № 365; *9* — образец № 405. Объяснения в тексте.

и размерам: либо мелкие плотные (рис. 1, *2*, *8*), либо крупные рыхлые (рис. 1, *6*, *7*). Те и другие встречаются в одном образце. О подобных структурах вскользь упоминалось и другими авторами (Wisselingh, 1914; Cholnoky, 1932; Prasad, Godward, 1966), причем указывалось, что они могут сохраняться даже после исчезновения ядрышка во время митоза. Однако их дальнейшая судьба, функциональное значение и природа пока неясны.

Таким образом, речь идет, как у *Spirogyra*, *Mougeotia* и *Sirogonium* (Седова, 1990), о простом хромоцентрическом типе ядер, но у *Zygnema* они оказываются довольно однообразными: колебания размеров менее значительны; форма варьирует даже в пределах одной нити, и все ядра в процессе роста имеют тенденцию вытягиваться в направлении длинной оси клетки, как ядра *Spirogyra neglecta*). Весьма существенные различия касаются лишь количества хроматиновых глыбок.

Описание митоза у *Zygnema* впервые было предпринято M. L. Merriman (1906) и позднее несколько дополнено и расширено другими исследователями

Размеры ядер и ядрышек в клетках различных видов *Zygnema*

Вид	Размеры, мкм		Источник
	ядро	ядрышко	
Z. cruciatum	4.0—8.0	3.0—4.0	Prasad, Godward, 1966
Z. circumcarinatum	6.0—11.0	3.0	То же
Z. cylindricum	10.5—15.0	2.5—4.0	» »
Z. cylindrospermum	6.0—8.0	2.0	» »
Z. insigne st. A	12.0—12.7	4.0—5.4	Vedajanani, Sarma, 1978
Z. insigne st. B	8.0—10.8	4.1—5.4	То же
Z. pectinatum	9.0		Peterschilka, 1922
Z. peliosporum	6.5—7.5	2.0—3.0	Prasad, Godward, 1966
Z. sub-cylindrospermum	4.5—10.5	1.0	То же
Z. sub-tenue	11.0—20.0	2.0—3.0	» »
Z. verrucopunctatum	5.0—9.0	1.5—2.0	» »
Z. sp. Z. 5	12.0—16.5	5.0—6.5	» »
Z. sp. V_2	5.5—6.6×4.4—6.0		Sarma, Vedajanani, 1973

(Escoyez, 1907; Kurssanow, 1911; Wisselingh, 1914; Cholnoky, 1932; Prasad, Godward, 1966; Sarma, Vedajanani, 1973; Vedajanani, Sarma, 1978; Harada, Yamagishi, 1980). К настоящему времени кариологически исследовано 14 видов и 26 неидентифицированных образцов. Имеющиеся сведения страдают отрывочностью.

Наш материал образца № 564 (близкий к *Z. fanicum*) позволяет воссоздать всю картину в деталях. Интерфазные ядра имеют прямоугольную или овальную форму с размерами 7.0—9.0×8.0—13.0 мкм. Ядрышко неправильно округлое, плотное, часто неравномерно окрашивающееся, располагается либо в центре ядра, либо несколько смещено к периферии (рис. 2, *1*) и окружено узким двориком. Нуклеоплазма сетчатая, иногда с мелким, плотным, интенсивно окрашивающимся околоядрышком.

При переходе к делению ядро увеличивается в размерах и изменяет свою форму до многоугольной (рис. 2, *2—7*). Конденсация хроматина приводит к появлению относительно длинных хромонем (рис. 2, *2*), которые постепенно преобразуются в хромосомы (рис. 2, *3—6*). Компактное расположение спирализующихся хромосом в центре ядра (рис. 2, *7*) очень характерно для профазных ядер зигнемы, на что обращали внимание и другие исследователи (Merriman, 1906; Cholnoky, 1932; Prasad, Godward, 1966).

В профазе ядрышко увеличивается и исчезает настолько быстро, что не удается уловить сколько-нибудь заметных изменений в его организации. Ядерная оболочка растворяется в метафазе, когда начинает формироваться веретено (рис. 2, *8*). Более того, имеются указания (Merriman, 1906; Wisselingh, 1914), что это происходит лишь после того, как хромосомы займут присущее метафазе кольцевое положение. В то же время B. N. Prasad и M. B. E. Godward (1966) наблюдали у всех исследованных ими 11 видов *Zygnema* растворение не только ядрышка, но и ядерной оболочки рано в профазе.

В метафазе хромосомы приобретают вид коротких слипающихся друг с другом палочек (рис. 2, *8*, *9*), которые собираются в несколько компактных групп, лежащих в разных плоскостях, и окружаются ядрышковым веществом. A. Harada и T. Yamagishi (1980) обратили внимание на то, что оно образуется не у всех видов и отличается по плотности. Пока лишь у *Z. peliosporum* Witth. (Prasad, Godward, 1966) ядрышковое вещество располагается на некотором расстоянии от хромосом и только в анафазе окружает их.

Согласно нашим наблюдениям, хромосомы (n=20—22), лишенные каких бы то ни было морфологических различий, располагаются кольцом, причем пластинка обычно ориентируется боком к плоскости наблюдения и кольцевое по-

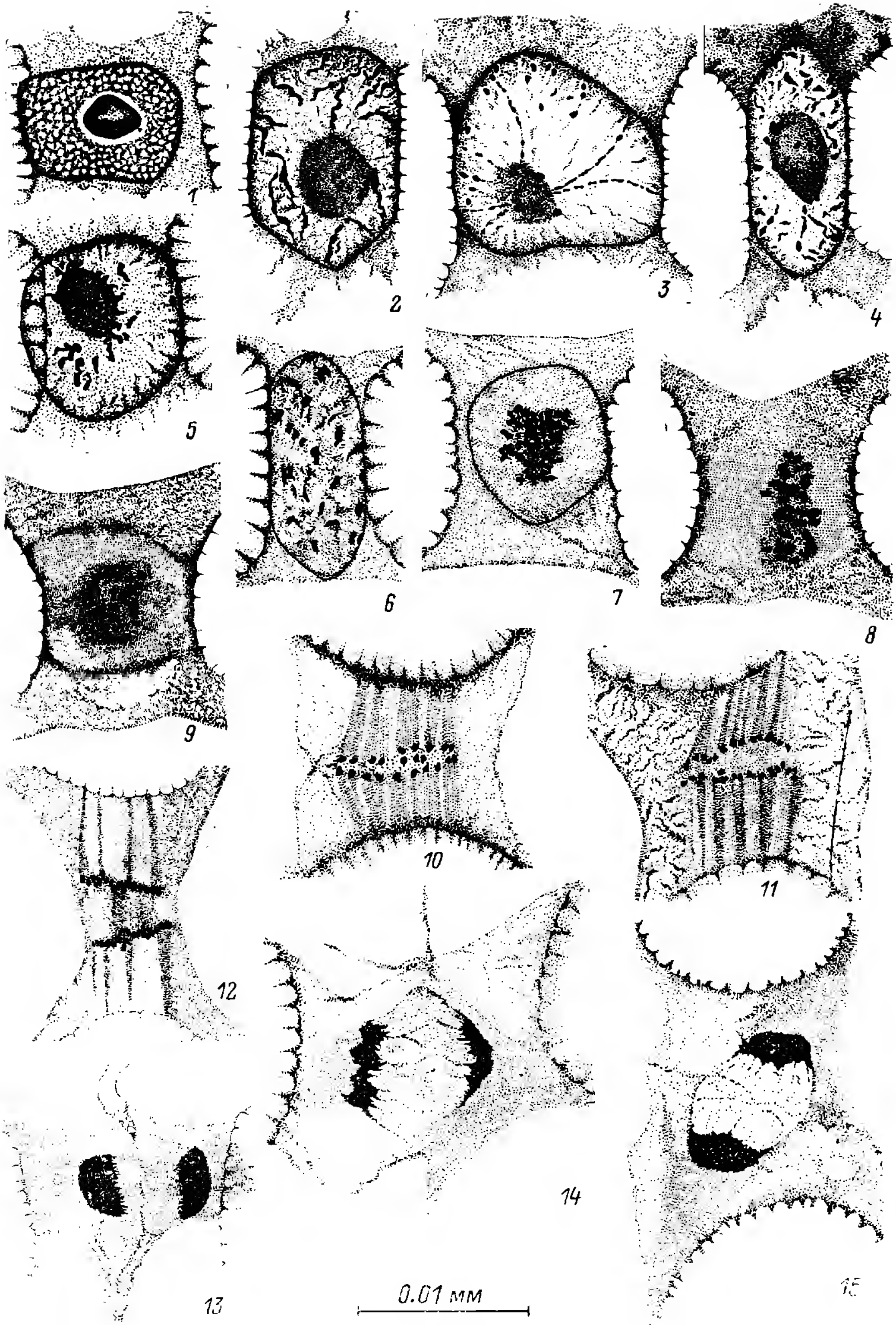


Рис. 2. Последовательные стадии митотического ядерного деления у *Zygnema* (образец № 564).

Объяснения в тексте.

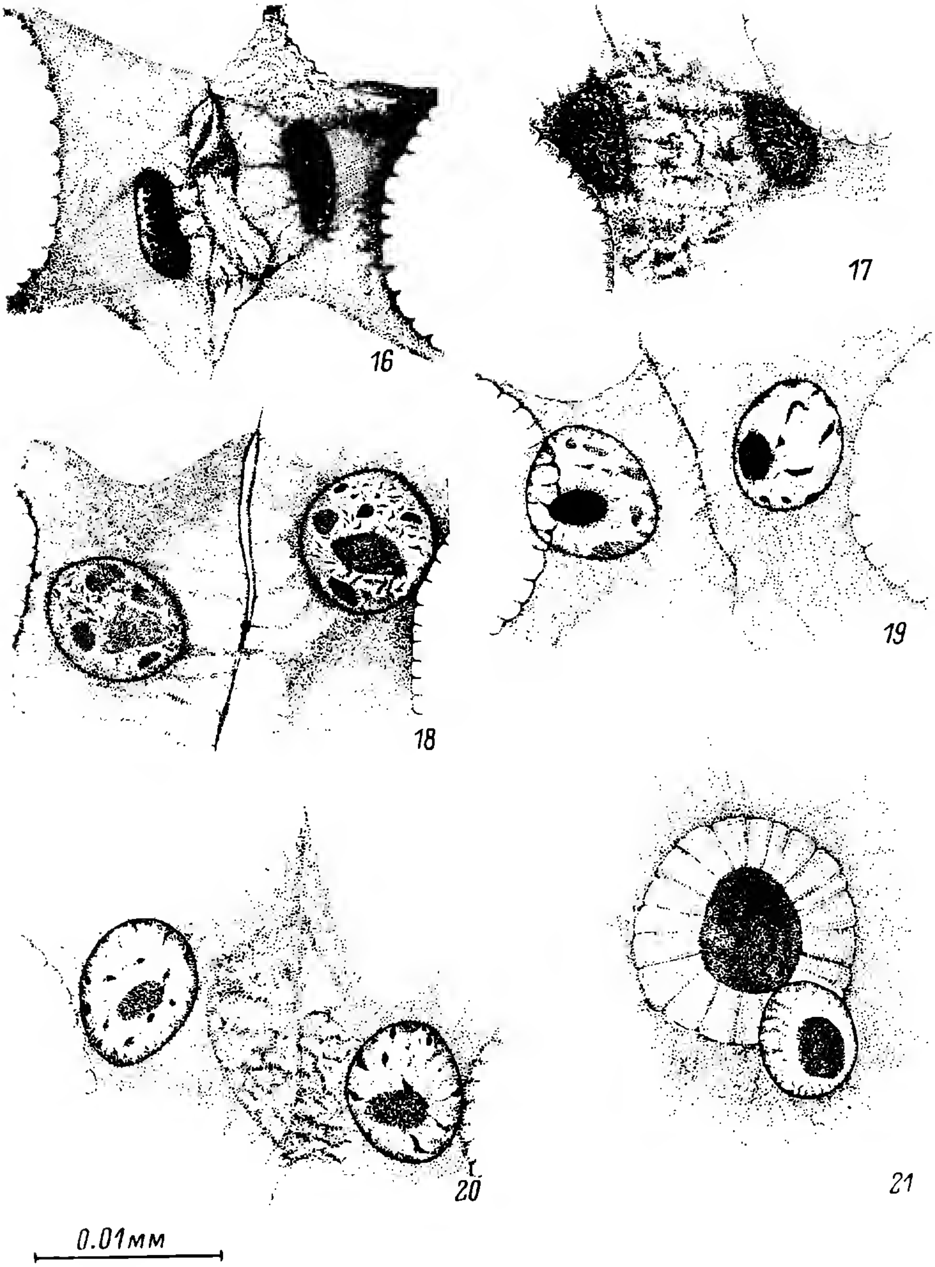


Рис. 2 *(продолжение)*.

ложение выявляется только при плавном вращении микровинта (рис. 2, *10*). Кольцевое расположение хромосом в метафазной пластинке описано и у *Z. stellinum* (Cholnoky, 1932).

Веретено — ацентрическое, внеядерное, всегда с плоскими, тупыми полюсами. Хромосомные нити собираются в 4—5 пучков (рис. 2, *10*, *11*), и по мере удаления от хромосом каждый из них сходит на конус.

На ранних этапах анафазы хроматиды выстраиваются в два более или менее параллельно расположенных ряда и расходятся в противоположные стороны, причем в пределах каждого ряда они по-прежнему остаются лежать в разных плоскостях. Появление хроматид, по одним данным (Prasad, Godward, 1966), приурочено к профазе, а по другим (Vedajanani, Sarma, 1978; Harada, Yamagishi, 1980) — они плохо или совсем неразличимы ни в профазе, ни в метафазе, что подтверждается и нашими наблюдениями. Одни авторы (Harada, Yamagishi, 1980) склонны считать хромосомы зигнемы имеющими нелокализованные, а другие (Prasad, Godward, 1966) — локализованные, терминальные или субтерминальные центромеры. Хромосомные нити веретена остаются собранными в пучки. Несколько позднее начинают обозначаться межзональные нити (рис. 2, *12*), которые в отличие от хромосомных не собираются в пучки и ориентируются строго под прямым углом к плоскости будущего клеточного деления. Хромосомы по мере передвижения в противоположные стороны слипаются и образуют две плотные, интенсивно окрашивающиеся хроматиновые массы (рис. 2, *13*), между которыми отчетливо видны нити межзонального веретена. Хромосомные нити остаются достаточно четкими, но столь характерные для метафазы конусовидные пучки исчезают; межзональные — постепенно утрачивают правильное расположение (рис. 2, *14*), а затем и четкость (рис. 2, *15*). В конце анафазы появляются первые признаки деструкции веретена, при этом межзональные нити сохраняются дольше, хотя они первыми теряют присущую им пространственную ориентацию и четкость.

Данные литературы, касающиеся ядерного веретена *Zygnema*, малочисленны и разноречивы. Так, у *Z. stellinum* (Cholnoky, 1932) нити веретена на всем протяжении его существования остаются одиночными. Merriman (1906) на рисунках метафазы *Zygnema* sp. область веретена представляет ровными рядами точек, а на более поздних этапах деления изображает систему пучков, сходящих на конус, и интерпретирует как особое состояние цитоплазмы. Prasad и Godward (1966) обнаруживают у одной части видов достаточно четкое типичное веретено, а у другой — едва намечающееся. Разная степень дифференциации веретена — скорее специфическая особенность вида, чем артефакт фиксации.

Веретено ориентируется в клетке своей длинной осью параллельно длинной оси нити (рис. 2, *13*, *14*). Однако если веретено лежит косо (рис. 2, *15*), то тогда один его полюс находится над одним из пиреноидов, а другой — по диагонали под вторым. Аналогичная картина наблюдалась и Курсановым (Kurssanow, 1911). В анафазе, иногда и несколько раньше, начинается формирование клеточной перегородки. Оно сопровождается появлением друг против друга неглубоких выростов продольных стенок внутрь клетки.

В ранней телофазе намечается реконструкция ядерной оболочки, что выражается в едва уловимом обозначении контуров 2 пока мелких, уплощенных сестринских ядер (рис. 2, *16*). В веретене сохраняются почти без изменений хромосомные и едва различаются межзональные нити. Клеточная перегородка становится более толстой, чем прежде.

Развитие телофазы сопровождается увеличением размеров сестринских ядер, которые становятся яйцевидными или бобовидными с плотной нуклеоплазмой. Хромосомы приобретают нитеобразный вид. Межзональное веретено различается с трудом при полной деструкции хромосомных нитей (рис. 2, *17*). Ядра максимально удаляются друг от друга. Они иногда даже заходят за пиреноид.

Позднее ядра приобретают круглую, овальную или яйцевидную форму (рис. 2, *18*), плотность нуклеоплазмы уменьшается, а хроматин приобретает вид слабо окрашивающихся глыбок разной величины и формы и, вероятно, самая крупная из них — реконструирующееся ядрышко. Одновременно даже в одной клетке попадаются ядра с плотными, интенсивно окрашивающимися структурами (рис. 2, *19*), т. е. налицо асинхронность в поведении сестринских ядер. На эту особенность телофазы в свое время обратила внимание и Merriman (1906), но никак ее не интерпретировала. В этот период еще сохраняются

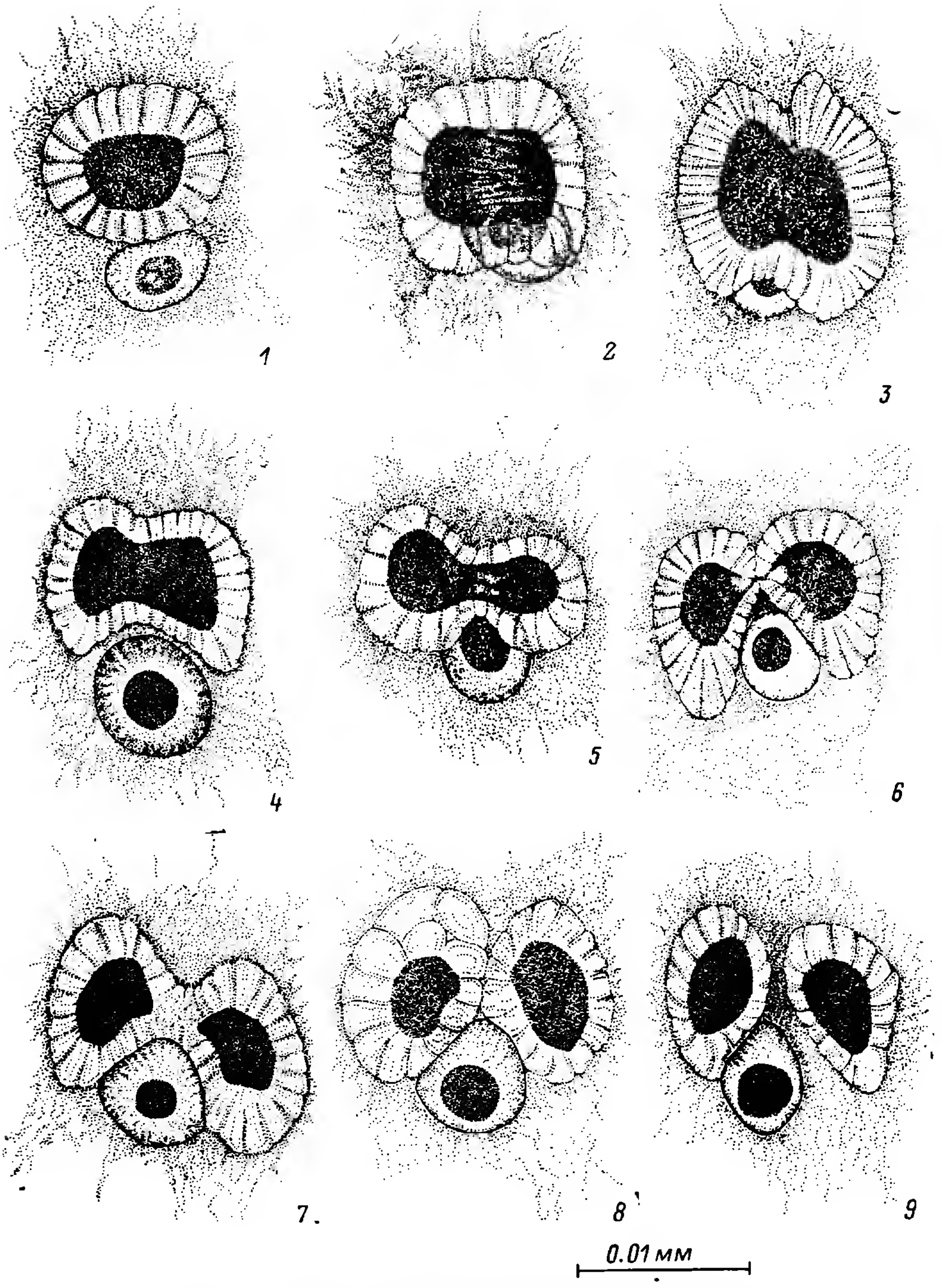


Рис. 3. Деление пиреноида у *Zygnema* (образец № 564).
Объяснения в тексте.

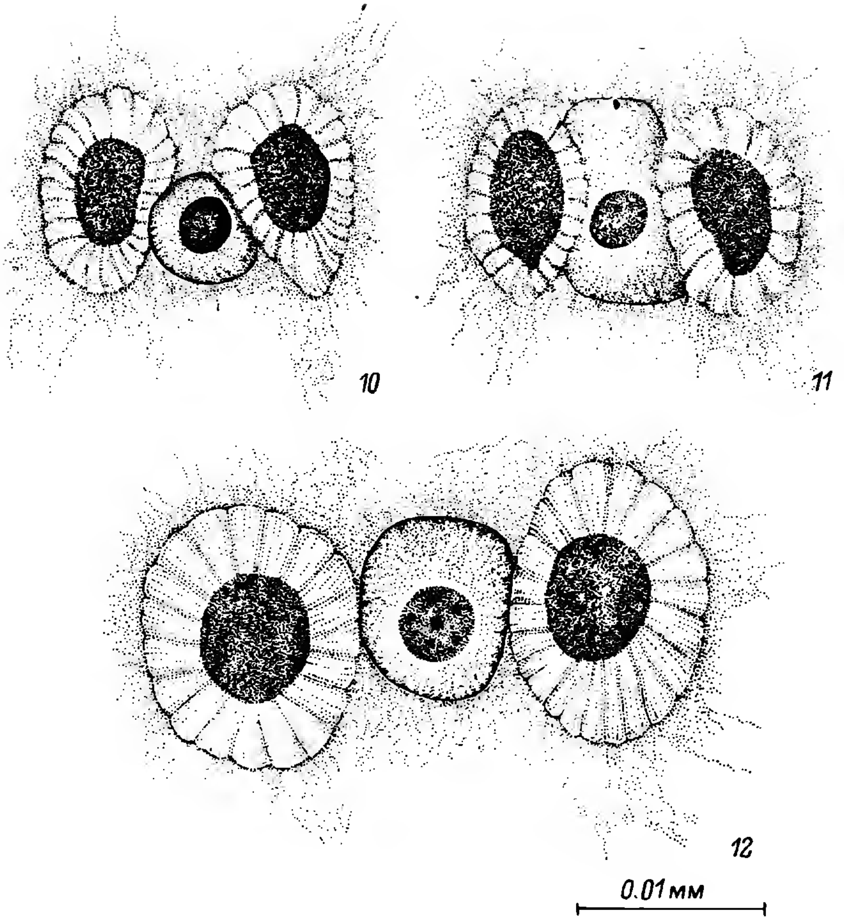


Рис. 3 (*продолжение*).

нити межзонального веретена. После образования перегородки ядра оказываются лежащими на значительном удалении друг от друга. Ядрышко становится все более отчетливым, интенсивность его окраски возрастает, межзональное веретено полностью деструктурируется, а нуклеоплазма заполняется мелкими, интенсивно окрашивающимися гранулами, которые связываются между собой тонкими хромонемными структурами (рис. 2, *20*).

Каждая из вновь образующихся сестринских клеток имеет один центрально расположенный пиреноид, более или менее круглое ядро с крупным, интенсивно окрашивающимся ядрышком и плотной мелкозернистой нуклеоплазмой (рис. 2, *21*). Ядро в это время располагается либо под пиреноидом, либо над ним у стороны, обращенной к одной из продольных стенок, но никогда не обнаруживается около клеточной перегородки.

Сведения о делении пиреноида у зигнемы до сих пор отсутствуют, хотя сам объект может служить для этой цели удобной моделью (четкость пиреноидов, крупные их размеры, характерное расположение, строго определенное количество в клетке). Очевидно, причина кроется в скоротечности данных процессов, а следовательно, в крайне редкой их встречаемости, что показала и обработка наших сборов.

Пиреноид — специфическая структура, присущая клеткам большинства водорослей, пространственно и функционально тесно связанная с хлоропластом

(Седова, 1977). Сейчас можно считать общепринятым представление о нем как о специализированной и весьма интегрированной области хлоропласта, основу которой составляет плотная белковая строма, содержащая преимущественно рибулозо-1,5-дифосфат карбоксилазу (ключевой энзим цикла Кальвина—Бенсона), с разнообразной по расположению системой тилакоидов, хотя и образующей единое целое с таковой хлоропласта, но часто модифицированной, иногда довольно значительно (Griffiths, 1980). Снаружи пиреноид окружен чаще крахмальной обкладкой, реже глобулами иной химической природы. Крахмальная обкладка может быть сплошной или состоящей из отдельных крахмальных зерен различной величины.

Особенности поведения пиреноида во время клеточного деления позволяют глубже понять как его роль в метаболических процессах клетки, так и саму природу этого образования.

Первым признаком деления пиреноида следует считать едва намечающееся вытягивание центральной плотной строматической части в направлении длинной оси клетки (рис. 3, *1*) в дальнейшем с тенденцией к гантелевидной перетяжке (рис. 3, *2*), которая со временем становится все более отчетливой (рис. 3, *3*, *4*). Крахмальная обкладка при этом растягивается, а затем начинает сближаться в своей центральной части (рис. 3, *5*), только после завершения перетяжки стромы пиреноида она смыкается концами вокруг каждого из вновь образовавшихся пиреноидов (рис. 3, *6*). Здесь, по всей видимости, идет интенсивное отложение крахмала, которое по сути и завершает окончательное разъединение стромы надвое. Как правило, именно в этом месте отсутствует четкая упорядоченность крахмальных зерен (рис. 3, *7*), столь характерная для остальной части обкладки. Однако со временем она все же появляется (рис. 3, *8*).

Вновь образовавшиеся пиреноиды некоторое время лежат плотно прижатыми друг к другу и оказываются значительно мельче исходного. Несколько позднее начинается их смещение (в этот период еще отчетливо видны места разделения центральной строматической части пиреноида), а затем и расхождение в противоположные стороны (рис. 3, *9*), причем ядро постепенно перемещается и занимает характерное положение между пиреноидами (рис. 3, *10*). Одновременно начинается интенсивный рост клетки в направлении длинной оси нити, при этом пиреноиды увеличиваются в размере, а ядро, кроме того, приобретает типичную для большинства зигнем форму (рис. 3, *11*, *12*). Если наступление следующего деления по каким-либо причинам задерживается, то ядро начинает вытягиваться в направлении длинной оси нити, что приводит к дальнейшему раздвиганию пиреноидов в противоположные стороны, но размеры их при этом практически остаются без изменения.

Из вышеизложенного следует, что деление пиреноида происходит сразу после завершения цитокинеза, но до начала роста клетки в длину. Только в этот короткий период жизненного цикла клетка содержит 1 пиреноид, на всем остальном его протяжении она имеет 2 пиреноида. В этой связи выглядит убедительным предположение, выдвинутое R. H. Holdsworth (1971), согласно которому пиреноид служит местом, где запасается не только энзим цикла Кальвина—Бенсона, но и некоторые другие, в том числе и те, которые необходимы для осуществления процессов клеточного роста. Последнее обстоятельство важно, поскольку, согласно нашим наблюдениям, клеточный рост начинается лишь после разделения пиреноида надвое, т. е. после распределения энзиматических белков между сестринскими пиреноидами.

Почти сразу за разделением пиреноида надвое начинается интенсивный рост как самих вновь образовавшихся пиреноидов, так и ядра.

Итак, деление пиреноида у зигнемы образца № 564 осуществляется перетяжкой и отличается строгой последовательностью отдельных этапов. Крахмальная обкладка в этом процессе ведет себя пассивно и при образовании новых пиреноидов достраивается вокруг каждого. Существует определенная взаимозависимость между ядерным и клеточным делением, с одной стороны, и делением пиреноида — с другой (последнее всегда начинается вслед за цитокинезом). Однако в одном из исследованных образцов (№ 361), который был собран весной в период начавшегося зиготообразования, в некоторых клетках преимущественно с ядрами, сильно вытянутыми вдоль длинной оси нити (что косвенно свидетельствует о продолжительном прекращении ядерного деления), присутствует по 4 пиреноида (рис. 4, *1*, *2*). Очевидно, при определенных условиях их деление может проходить совершенно независимо от митоза и цитокинеза.

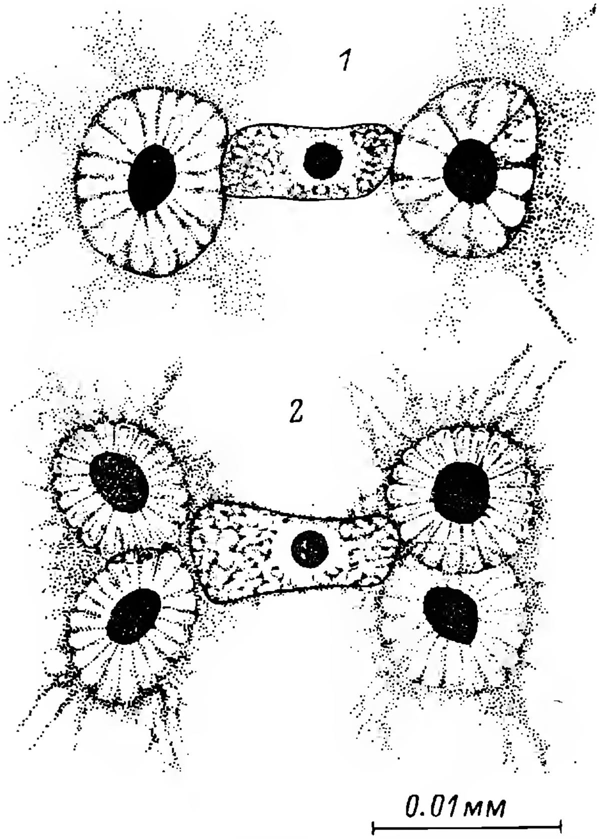


Рис. 4. Фрагменты клеток *Zygnema* (образец № 361) с двумя (*1*) и четырьмя (*2*) пиреноидами.

Объяснения в тексте.

Кратко резюмируя итоги исследования, можно констатировать, что в отличие от ядра пиреноид делится простой перетяжкой надвое. Митоз зигнемы хотя и не исследовался ультраструктурно, но, вероятно, ацентрический, а тот факт, что ядерная оболочка перестает различаться лишь в метафазе, позволяет высказать предположение о ее поведении, как у *Spirogyra* (Fowke, Pickett-Heaps, 1969), митоз которой относится к разновидности закрытого типа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. Л.: Наука, 1977. 172 с. — *Седова Т. В.* Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* Menegh. / Бот. журн. 1990. Т. 75, № 4. С. 470—479. — *Cholnoky B.* Vergleichende Studien über Kern- und Zellteilung der Fadenbilden den Conjugaten // Arch. Protistenkd. 1932. Bd 78, N 3. S. 522—

542. — *Escoyez E.* Le noyau et la caryocinèse chez le *Zygnema* // Le Cellule. 1907. T. 24, N 2. P. 355—367. — *Fowke L. C., Pickett-Heaps J. D.* Cell division in *Spirogyra*. I. Mitosis // J. Phycol. 1969. Vol. 5, N 3. P. 240—252. — *Griffiths D. J.* The pyrenoid and its role in algal metabolism // Sci. Progr. 1980. Vol. 66, N 264. P. 537—553. — *Harada A., Yamagishi T.* Cytological studies on *Zygnema* (*Chlorophyceae*). I. Mitosis // Jap. J. Phycol. (Sôrui). 1980. Vol. 28, N 4. P. 233—239. — *Holdsworth R. H.* The isolation and partial characterization of the pyrenoid protein of *Eremosphaera viridis* // J. Cell Biol. 1971. Vol. 51, N 3. P. 499—512. — *Kurssanow I.* Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema* // Flora. N. F. 1911. Bd 4 (104), N 1. S. 65—84. — *Merriman M. L.* Nuclear division in *Zygnema* // Bot. Gaz. 1906. Vol. 41, N 1. P. 43—53. — *Peterschilka F.* Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei *Mougeotia* // Arch. Protistenkd. 1922. Bd 45, N 2. S. 153—162. — *Prasad B. N., Godward M. B. E.* Cytological studies in genus *Zygnema* // Cytologia. 1966. Vol. 31, N 4. P. 375—391. — *Sarma Y. S. R. K., Vegajanani K.* Chromosome numbers of some Indian *Zygnemaceae* // Curr. Sci. (India). 1973. Vol. 42, N 2. P. 728—729. —*Vedajanani K., Sarma Y. S. R. K.* Karyological studies on Indian *Conjugales*. II. *Zygnema* Agardh. // Phykos. 1978. Vol. 17, N 1—2. P. 17—26. — *Wisselingh C. van.* On the nucleolus and karyokinesis in *Zygnema* // Rec. Travaux Bot. Néerl. Publ. Soc. Bot. 1914. Vol. 11, N 1. P. 1—13.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9.X.1989.

SUMMARY

In *Zygnema*, interphase nuclei are referred to as the simple chromocentric type in spite of their differences in size and form. Mitosis most likely belongs to the acentric, closed type. In metaphase, the persitent nucleolus is characteristic of conjugates. Chromosomes are arranged in a ring. The spindle is obtuse, with chromosome threads aggregated in several bundles. Chromosome despiralization during telophase occurs asynchronously. Pyrenoid is divided into two parts by dumb-bell-like constriction and it occurs during mitosis and cytokinesis.

УДК 582.4/.9 — 13

© 1990

В. А. Верещагина, Н. Л. Колясникова

ЭМБРИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ ЛЮЦЕРНЫ (*MEDICAGO, FABACEAE*)

V. A. VERESHCHAGINA, N. L. KOLYASNIKOVA. EMBRYOLOGY OF SOMEA PERENNIAL SPECIES OF *MEDICAGO (FABACEAE)*

С помощью световой и люминесцентной микроскопии изучена эмбриология 9 многолетних дикорастущих и культивируемых видов *Medicago* L., 8 из них исследовались впервые. Рассмотрены микроспорогенез, развитие пыльцы и ее фертильность; мегаспорогенез, развитие зародышевого мешка, фертильность семяпочек; двойное оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма.

Люцерна принадлежит к лучшим кормовым травам. По древности происхождения она может конкурировать с пшеницей, ее культивировали еще более 2.5 тыс. лет назад (Васильченко, 1949). Люцерна имеет большое агротехническое значение, обогащая почву азотом, способствуя ее рассолению, в качестве предшественника снижает заболеваемость хлопчатника вилтом.

Велико сортовое разнообразие широко возделываемого вида — люцерны посевной: районировано более 70 сортов этой культуры, различающихся многими признаками. Многие ее сорта характеризует низкая семенная продуктивность. Особое значение в связи с этим в селекции люцерны имеют исследования, направленные на создание сортов, сочетающих большую кормовую массу с высокой семенной продуктивностью (Новоселова, 1982). Исходным материалом для этого служат местные сорта народной селекции и дикорастущие популяции люцерны посевной, склонные к частичному или полному самооплодотворению; последнее особенно важно в настоящее время из-за недостатка опылителей, вызванного химизацией сельского хозяйства.

Вместе с тем известно, что некоторые образцы дикорастущих многолетних видов рода *Medicago* L. отличаются многими ценными свойствами, в том числе и высокой семенной продуктивностью, но генофонд рода недостаточно используется в селекционной работе (Коровина, 1986).

Из 61 вида рода *Medicago* L. в СССР встречаются 40, возделываются только 4 многолетних вида: *M. sativa* L. — люцерна посевная, *M. falcata* L. — люцерна серповидная, *M. coerulea* Less. — люцерна голубая, *M. varia* Mart. — люцерна гибридная (Вавилов, Балышев, 1984). Использование дикорастущих видов в качестве селекционного материала, введение их в культуру сдерживаются отчасти отсутствием данных по биологии размножения, в том числе по эмбриологии.

Эмбриология люцерны посевной изучена достаточно подробно (Cooper, Brink, 1939; Неприна, 1956; Маркова, 1959; Николов, 1963; Худяк, 1967; Винокурцева, 1968; Нам, 1971, 1973; Bijok et al., 1973; Пестова, 1982; Sangduen et al., 1983).

Исследования дикорастущих видов люцерны в основном затрагивают хозяйственно ценные признаки: зимостойкость, долголетие, солевыносливость, урожайность зеленой массы. Не изучена реакция растений на самоопыление, отсутствуют данные по самосовместимости. Данные по эмбриологии дикорастущих видов люцерны фрагментарны и единичны, в них рассматриваются морфология пыльцы (Ника, 1955; Куприянова, Алешина, 1972), размеры пыльцевых зерен (Пащенко, Рустамова, 1971), рост пыльцевых трубок (Dyba, Wojciechowski, 1979), приводятся отрывочные данные о типе зародышевого мешка (Маркова, 1959). Более обстоятельно изучена Д. П. Терзийски и В. А. Поддубной-Арнольди (1973) эмбриология *M. rhodopaea* Vell., В. В. Светозаровой (1967) — *M. tianschanica* Vass.

Таким образом, перспективные для селекции виды рода *Medicago* практически не подвергались прежде эмбриологическому исследованию. В связи с этим нами изучена биология размножения, включая эмбриологию, 9 многолетних видов люцерны, для 8 из них данные по эмбриологии получены впервые.

Материал и методика

Изучены образцы 9 многолетних видов люцерны из коллекции Всесоюзного института растениеводства (табл. 1).

Названия видов приведены в соответствии с системой П. А. Лубенца (1972). Определение гербарных образцов проведено И. Т. Васильченко (БИН АН СССР), авторы приносят ему глубокую благодарность.

ТАБЛИЦА 1

Изученные виды люцерны

№ по каталогу ВИР	2n	Название вида
К 13161	16	*Medicago quasifalcata* Sinsk. — люцерна серпообразная
К 12820	16	*M. coerulea* Less — люцерна голубая
К 11712	16	*M. difalcata* Sinsk. — люцерна южноказахстанская
К 36759	16	*M. trautvetteri* Sumn. — люцерна Траутфеттера
К 20254	32	*M. falcata* L. — люцерна серповидная
К 16659	32	*M. polychroa* Grossh. — люцерна разноцветная
К 27068	32	*M. sativa* L. — люцерна посевная
К 2625	32	*M. glutinosa* Bieb. — люцерна клейкая
К 34706	48	*M. cancellata* Bieb. — люцерна решетчатая

Сбор материала проведен в 1982—1987 гг. на коллекционных участках Приаральской опытной станции ВИР (г. Челкар Актюбинской обл.) и Ботанического сада Пермского государственного университета. Эмбриологический анализ проводили индивидуально для каждого растения.

Для изучения микро- и мегаспорогенеза, развития мужского и женского гаметофитов фиксировали бутоны различного возраста, руководствуясь классификацией стадий развития цветков И. Д. Возного (1937) и В. М. Нам (1973), основанной на степени развития венчика и соотношения длины чашелистиков и венчика; цветок нулевой стадии развития имеет 0.4—2.3 мм дл., венчик полностью скрыт в чашечке. Процесс двойного оплодотворения, эмбрио- и эндоспермогенез изучали на материале, фиксированном темпорально через 8, 16, 24, 32, 48, 72, 96, 120, 144, 168 и 240 часов после искусственного опыления. Искусственное опыление велось в двух вариантах: самоопыление и перекрестное опыление. Обработка материала велась по общепринятой методике (Паушева, 1974). Фиксаторы — смесь спирта и уксусной кислоты в соотношении 3 : 1 и фиксатор Навашина (10 : 4 : 1). Парафиновые срезы толщиной 12—

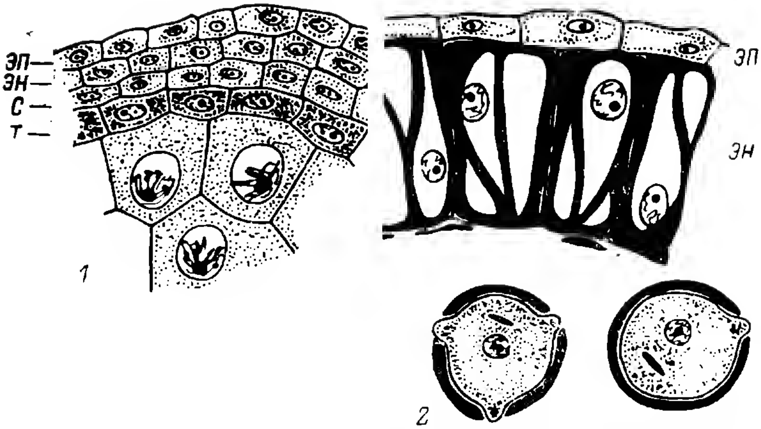


Рис. 1. Развитие стенки пыльника у *Medicago trautvetteri*.

1 — четырехслойная стенка пыльника на стадии микроспороцитов. 2 — стенка пыльника на стадии двуклеточной пыльцы. *с* — средний слой, *т* — тапетум, *эн* — эндотеций, *эп* — эпидермис.

15 мкм окрашивались гематоксилином по Гайденгайну и фуксин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской лихтгрюном и алциановым синим.

Фертильность пыльцы исследовали на препаратах, окрашенных ацетокармином и по Александеру (Alexander, 1969; Паушева, 1974).

Фертильность семяпочек и рост пыльцевых трубок изучали методом люминесцентной микроскопии (Орел и др., 1983). Временные препараты готовили под бинокулярным микроскопом МБС-9 (увеличение 8×2), изучали с помощью микроскопа MS-5B с люминесцентным осветителем ОИ-18А.

5118 постоянных и 2000 временных препаратов изучены под микроскопами MS-5B и «Eduval», рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-7. Математическая обработка данных произведена в Вычислительном центре Пермского государственного университета на ЭВМ ЕС-1020.

Результаты исследований

Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита. Характеристика пыльцы. Пыльники у люцерны 4-гнездные, развиваются по типу двудольных. У всех изученных видов уже в бутонах нулевой стадии развития (размер 0.4—2.4 мм, венчик полностью скрыт чашелистиками) стенка пыльника включает 4 слоя — эпидермис, эндотеций, один средний слой и тапетум. Клетки тапетума, окружающие микроспороциты, выделяются густо окрашивающейся цитоплазмой, клетки остальных слоев почти не отличаются друг от друга. Тапетум секреторного типа одноядерный (рис. 1, *1*). В период мейотического деления микроспороцитов осуществляется дифференциация слоев стенки пыльника. Клетки эпидермиса растягиваются и уплощаются, ядра в них деформируются, цитоплазма сильно вакуолизируется. Клетки эндотеция вытягиваются в радиальном направлении и приобретают фиброзные утолщения. Средний слой постепенно сминается. Дегенерация тапетума совпадает по времени со стадией тетрад микроспор и одноядерной пыльцы. Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермиса и эндотеция (рис. 1, *2*).

Спорогенные клетки в пыльниках люцерны расположены в 2—3 слоя. Мейоз протекает нормально и синхронно в пределах одного пыльника. Синхронность нарушается в разных гнездах одного пыльника начиная со стадии диакинеза у *M. coerulea* и *M. quasifalcata*, а также в разных пыльниках одного цветка. Образование микроспор происходит симультанно, расположение их в тетрадах тетраэдрическое. Микроспороциты и тетрады микроспор заключены в каллозные оболочки, хорошо заметные при подкраске алциановым синим. Обособление микроспор сопровождается увеличением их размеров, они становятся округлыми. Уже на стадии микроспор в пыльниках встречаются дегенерирующие пыльцевые зерна, отличающиеся неправильной формой, смятые. В зрелых пыльниках у всех изученных видов люцерны наряду с нормальной двуклеточной пыльцой содержится некоторое количество стерильных пыльцевых зерен.

Зрелая пыльца двуклеточная, округло-овальная, трехбороздчато-поровая, у *M. coerulea* и *M. polychroa* мы наблюдали единичные четырехпоровые пыльцевые зерна. Вегетативное ядро крупное шаровидное, располагается в центре пыльцевого зерна, слабо красится по Фельгену, генеративная клетка — удлиненно-овальная с ярко окрашенным ядром. Хорошо обозначены экзина и интина.

Размеры пыльцевых зерен по диаметру варьируют от 26.72 мкм до 43.42 мкм (табл. 2).

M. difalcata и *M. trautvetteri* достоверно отличаются от остальных видов по размерам пыльцевых зерен. Другие виды образуют две близкие между собой группы: *M. coerulea*, *M.*, *quasifalcata*, *M. polychroa*, *M. sativa* с пыльцевыми зернами от 33.8 до 34.6 мкм и *M. glutinosa*, *M. falcata*, *M. cancellata* с пыльцевыми зернами 35.8—36.5 мкм. Наименьший размах варьирования отличает *M. difalcata* и *M. polychroa*.

Наши данные по размерам пыльцевых зерен у *M. falcata* совпадают с литературными (Ника, 1955; Куприянова, Алешина, 1972).

В целом все виды имеют высокофертильную пыльцу; процент фертильности варьировал от 67.2 до 83.9, но в пределах каждого вида встречаются как высоко-, так и среднефертильные растения.

Наиболее высока фертильность у *M. difalcata* и *M. falcata* — 80 % растений этих видов имеют от 76 до 100 % фертильной пыльцы. Наиболее варьирует фертильность у *M. coerulea*, у которой лишь 38.5 % изученных образцов имеют пыльцу с таким же высоким процентом фертильности. *M. sativa* по фертильности пыльцы

ТАБЛИЦА 2

Диаметр (Д) пыльцевых зерен многолетних видов люцерны и достоверность различий между видами по этому признаку

Название вида, 2 n	Д, мкм	*M. difalcata*	*M. coerulea*	*M. quasifalcata*	*M. polychroa*	*M. sativa*	*M. falcata*	*M. glutinosa*	*M. cancellata*	*M. trautvetteri*
M. difalcata, 16	33.20±0.10	—	2.71*	5.00*	6.00*	5.83*	10.00*	11.43*	13.20*	15.82*
M. coerulea, 16	33.80±0.19		—	2.07**	2.31**	2.76*	6.45*	8.12*	9.00*	12.28*
M. quasifalcata, 16	34.40±0.22			—	—	0.64	4.38*	5.88*	6.56*	10.28*
M. polychroa, 32	34.40±0.18				—	0.71	4.67*	6.25*	7.24*	10.28*
M. sativa, 32	34.60±0.22					—	3.75*	6.29*	5.94*	9.72*
M. falcata, 32	35.80±0.24						—	1.71	2.12**	6.05*
M. glutinosa, 32	36.40±0.26							—	0.12	4.36*
M. cancellata, 48	36.50±0.23								—	4.32*
M. trautvetteri, 16	38.10±0.29									—

* Достоверно при 1%-ном уровне значимости.
** Достоверно при 5%-ном уровне значимости.

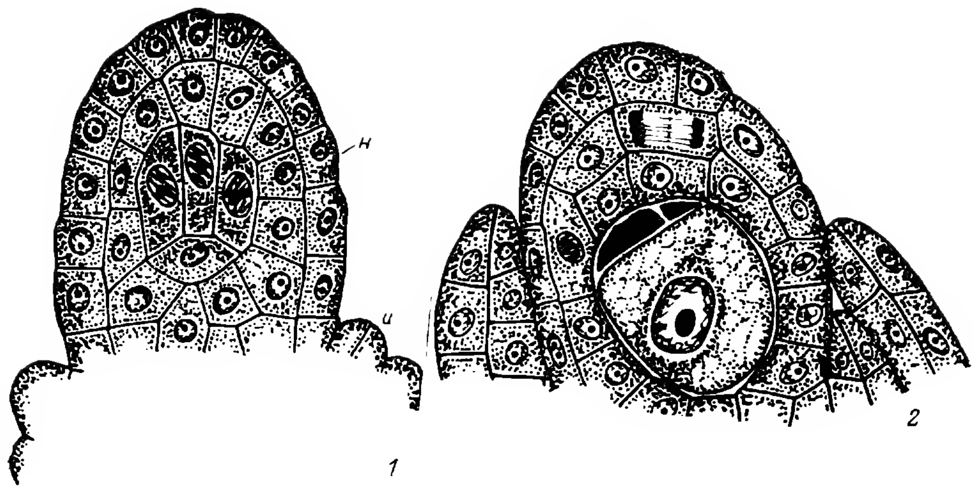


Рис. 2. Развитие семяпочки у *Medicago sativa*.

1 — мегаспороциты в нуцеллусе семяпочки, *2* — материнская клетка зародышевого мешка. *и* — интегументы, *н* — нуцеллус.

занимает промежуточное место среди исследованных видов. Из 114 образцов разных видов не обнаружено ни одного высокостерильного.

Таким образом, изучение микроспорогенеза и развития пыльцы у многолетних видов люцерны показало, что данные процессы сходны у разных видов и протекают нормально; нарушений, которые могли бы осложнять селекционную работу, практически нет.

Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита. Все исследованные виды люцерны имеют кампилотропную, крассинуцеллятную, двупокровную семяпочку. В нуцеллусе семяпочки закладывается от 2 до 5 археспориальных клеток, которые, делясь периклинально, образуют мегаспороциты и 1—3 слоя париетальных клеток. Мегаспороциты формируются к концу нулевой стадии развития бутона, когда в пыльниках уже завершается мейоз и образуются тетрады микроспор. Интегументы в это время только начинают формироваться (рис. 2, *1*). Развитие зародышевого мешка происходит в бутонах в то время, когда в пыльниках образуется одно-, двуклеточная пыльца. Мегаспорогенез нормальный; из линейной тетрады мегаспор в зародышевый мешок развивается халазальная (рис. 2, *2*). На стадии двуядерного зародышевого мешка интегументы еще не достигают полного развития, окончательно они формируются, образуя зигзагообразное микропиле, на стадии зрелого зародышевого мешка.

Зародышевый мешок развивается по типу Polygonum. Антиподы эфемерны, быстро дегенерируют. Готовый к оплодотворению зародышевый мешок четырехклеточный, пятиядерный (рис. 3, *1*): яйцевой аппарат типичного строения, полярные ядра в центральной клетке сближены, располагаются в непосредственной близости от яйцеклетки. К. Bijok с соавторами (1973) и Л. И. Орел с соавторами (1985) для люцерны посевной и Д. П. Терзийски и В. А. Поддубная-Арнольди (1973) для люцерны родопской указывают на то, что полярные ядра сливаются до оплодотворения и в дальнейшем второй спермий сливается с центральным ядром. Другие (Маркова, 1959; Нам, 1973) отмечают, что зародышевый мешок у люцерны посевной к моменту оплодотворения состоит из яйцеклетки, двух неслившихся полярных ядер и двух синергид. У всех исследованных нами видов люцерны в только что распустившихся цветках и даже

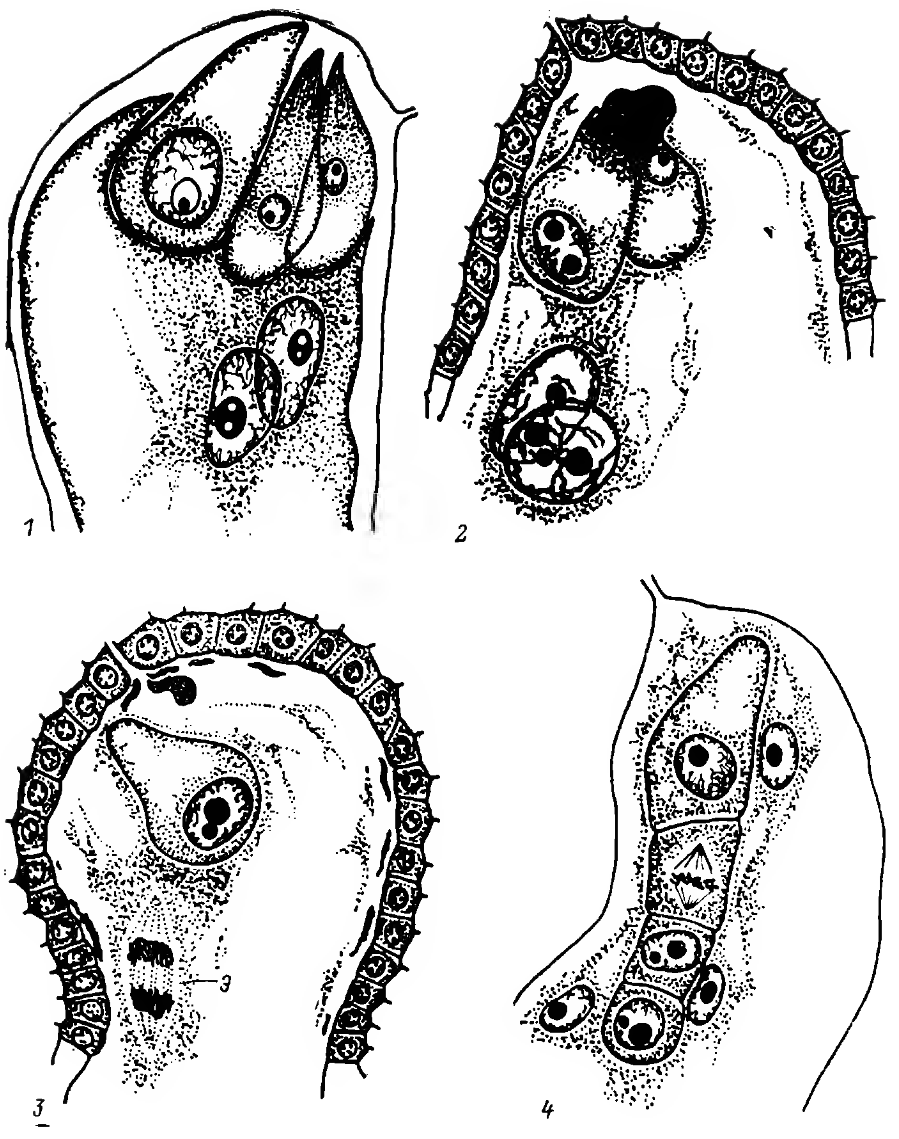


Рис. 3. Нормальное развитие зародышевого мешка видов люцерны.

1 — зрелый зародышевый мешок *M. sativa*, *2* — двойное оплодотворение у *M. sativa*, *3* — зигота и деление ядер эндосперма у *M. difalcata*, *4* — линейный проэмбрио у *M. falcata*. э — эндосперм.

через сутки после распускания наблюдались сближенные, но не слившиеся полярные ядра. При двойном оплодотворении отмечено тройное слияние.

Нарушения в развитии зародышевого мешка у изученных видов исключительно редки: из 1000 завязей в 4 случаях у *M. sativa*, *M. coerulea*, *M. trautvetteri* мы наблюдали недифференцированный зародышевый мешок (рис. 4, *1*, *2*), два зародышевых мешка в одной семяпочке (рис. 4, *3*). Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что у всех видов люцерны имеются стерильные семяпочки, в которых зародышевый мешок отсутствует. Такие семяпочки обнаруживаются при люминесцентной микроскопии (Орел и др., 1985). В стерильных семяпочках сохраняются клетки эпидермиса нуцеллуса, оболочки которых содержат каллозу; после обработки их флуорохромом в ультрафиолетовом свете они дают

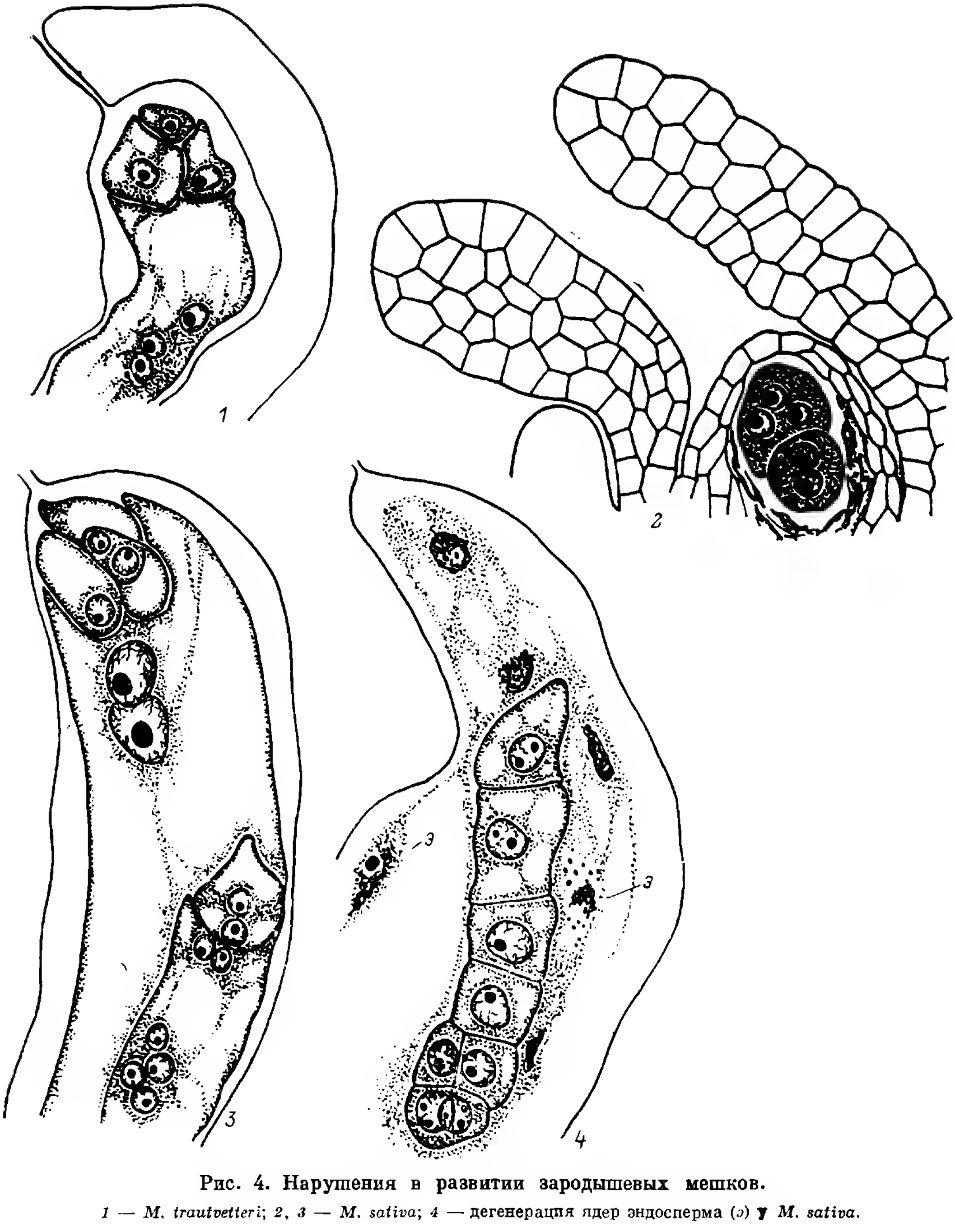


Рис. 4. Нарушения в развитии зародышевых мешков.

1 — *M. trautvetteri*; 2, 3 — *M. sativa*; 4 — дегенерация ядер эндосперма (э) у *M. sativa*.

желтовато-зеленое свечение; фертильные семяпочки флуоресценцией не обладают. По форме и размерам фертильные и стерильные семяпочки не различимы.

Мы проследили динамику состояния семяпочек начиная с момента распускания цветка (семяпочки со зрелыми зародышевыми мешками) до стадии зеленых бобов (завершение дифференциации зародыша) в течение 4 лет в разных экологических условиях (табл. 3). Общее число закладывающихся в завязи

ТАБЛИЦА 3

Динамика состояния семяпочек в цветках разных видов люцерны (по данным 1984—1987 гг.)

Изученные виды	Количество семяпочек в завязи, $M \pm m$				
	всего семяпочек (потенциальная семенная продуктивность)	стерильных дегенерирующих до опыления	фертильных		
			неоплодотворенных	оплодотворенных	
			с нормальными зародышевыми мешками	дегенерирующих после оплодотворения	реальная семенная продуктивность завязавшихся семян
Желтоцветковые					
M. cancellata	5.85±0.10	0.39±0.06	5.52±0.11	0.28±0.08	2.40±0.12
M. difalcata	6.79±0.15	0.96±0.08	5.84±0.17	0.76±0.12	2.92±0.18
M. quasifalcata	7.55±0.12	0.52±0.09	7.03±0.14	0.54±0.11	2.97±0.16
M. falcata	7.51±0.14	0.29±0.12	7.23±0.14	1.11±0.10	2.55±0.12
Синецветковые					
M. trautvetteri	9.02±0.13	0.58±0.05	7.94±0.16	0.52±0.07	3.48±0.12
M. sativa	9.75±0.15	0.94±0.10	8.82±0.20	0.23±0.05	4.23±0.19
M. coerulea	9.63±0.14	0.20±0.13	8.43±0.18	0.57±0.11	3.74±0.24

семяпочек у разных видов колеблется от 5.85 (у *M. cancellata*) до 9.63 (у *M. coerulea*). Средние значения этого показателя у одного вида в разные годы и в разных экологических условиях достоверно не различаются, что позволяет считать данный признак наследственно закрепленным.

По числу семяпочек в завязи среди изученных видов достоверно различаются две группы: желтоцветковые, с числом семяпочек от 5 до 7, синецветковые, у которых число семяпочек в завязи значительно больше — от 9 до 10.

У всех исследованных видов люцерны обнаруживается дегенерация части семяпочек до опыления (табл. 3). Для люцерны посевной наличие стерильных семяпочек отмечалось ранее (Неприна, 1956; Орел и др., 1985). Для других видов такие данные не известны. Среднее число стерильных семяпочек на завязь для разных видов невелико (1—2) и в разные годы непостоянно, этот признак не является видовым. Появление признака не зависит от положения семяпочки в завязи, что проверено методом люминесцентной микроскопии на 1300 завязях. В целом фертильность семяпочек довольно высока; из 120 образцов изученных нами дикорастущих видов не обнаружено ни одного высокостерильного растения.

Фертильные семяпочки в количественном отношении распределяются на три неравные группы: фертильные, но неоплодотворенные; оплодотворенные, но дегенерирующие вследствие аномалий развития эндосперма; оплодотворенные, развивающие нормальные семена (табл. 3). У всех видов велика доля неоплодотворенных семяпочек, в среднем 46.76 % от числа фертильных по признаку наличия каллозы в нуцеллусе. Возможно, часть из них стерильна, но существующие методы не позволяют это обнаружить; зародышевые мешки в этих семяпочках морфологически нормально развиты и сохраняются после опыления до 120 ч, затем в них наблюдаются признаки дегенерации.

Возможно, фертильные семяпочки остаются неоплодотворенными вследствие экологических причин. Для преодоления биоценотической депрессии желательно создавать условия для опылителей в соответствии с рекомендациями, основанными на изучении экологии опыления люцерны (Пономарев, 1975). Селекционный путь решения этой задачи — создание самоопыляющихся форм. Неоплодотворенные семяпочки встречались у всех изученных образцов; при этом все растения находились на коллекционном участке в одинаковых экологических условиях, с определенной насыщенностью опылителями.

Можно предположить существование генетических причин отсутствия оплодотворения в нормальных по морфологии семяпочках. В любом случае для окончательного решения вопроса о том, какой фактор является определяющим — экологический или генетический — необходимы дополнительные исследования по особой программе.

Часть семяпочек дегенерировала уже будучи оплодотворенными; они дают щуплые неполноценные семена. Доля таких семяпочек варьирует у разных видов и в целом невелика (табл. 3). Одной из причин дегенерации являются нарушения в развитии эндосперма, обнаруживающиеся на стадии проэмбрио (рис. 4, *4*). Ядра эндосперма подвергались пикнозу, приобретали вид темноокрашивающих сгустков (при окраске железным гематоксилином), затем начиналась дегенерация зародыша: становились неясными границы между клетками, очертания их принимали уродливую форму. По результатам изучения 1360 завязей дегенерация оплодотворенных семяпочек не зависит от их положения в завязи.

В конечном итоге, независимо от общего числа семяпочек в завязи, выход семян мал, он колеблется от 2.40 (у *M. cancellata*) до 4.23 (у *M. sativa*); по-видимому, отбор растений по изначально большому числу семяпочек мало эффективен.

Двойное оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма. Наиболее активный рост пыльцевых трубок в столбиках всех изученных видов люцерны наблюдается в течение суток с момента опыления. Пыльцевые трубки легко обнаруживаются в тканях столбика и семяпочках с помощью люминесцентной микроскопии благодаря свечению каллозы, содержащейся в значительных количествах в концевых участках трубок и стенке, а также в каллозных пробках.

Нами при исследовании 306 растений *M. coerulea* и *M. falcata* не обнаружена разница в темпах роста пыльцевых трубок (после искусственного опыления) и 1-, 2-, 3-дневных цветках этих видов. Но в пределах каждого вида при увеличении возраста цветка обнаруживается уменьшение количества пыльцевых трубок в столбике и в семяпочках, а также количества пестиков с пыльцевыми трубками. На четвертые сутки после распускания цветка в столбике отсутствуют растущие пыльцевые трубки, хотя на рыльцах таких цветков имеется много пыльцевых зерен; вероятно, подсыхает и нарушается воспринимающая поверхность рыльца. Следует отметить при этом, что фертильность семяпочек в завязях с возрастом цветка не снижается, во всяком случае видимых нарушений структуры зародышевых мешков и семяпочек нет. Прорастание пыльцы на рыльцах цветков наблюдается в среднем через 4 ч после перекрестного опыления; через 8 ч в большей части пестиков пыльцевые трубки находятся на выходе из столбика. В отдельных случаях через 8 ч пыльцевые трубки достигают первой семяпочки в завязи. Через 24 ч после опыления пыльцевые трубки дорастают до 3—5 семяпочек. Проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок и двойное оплодотворение чаще всего осуществляются в интервале от 24 до 48 ч после опыления. Двойное оплодотворение первых семяпочек может быть зарегистрировано в период от 8 до 24 ч после опыления. Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через одну из синергид, разрушая ее, вторая синергида сохраняется до начала деления зиготы. Реже при прохождении пыльцевой трубки в зародышевый мешок разрушаются обе синергиды. Спермии вступают в контакт с ядром яйцеклетки и одним из полярных ядер почти одновременно, но образование первичного ядра эндосперма завершается быстрее, чем образование зиготы (рис. 3, *2*). Первичное ядро эндосперма раньше зиготы вступает в деление, давая начало ядрам эндосперма (рис. 3, *3*). Эндосперм нуклеарного типа; его преобразование в клеточный наблюдается на стадии шаровидного зародыша, через 7—8 суток после опыления.

Первое деление зиготы отмечается через 48 ч после опыления, когда сформируются 4—6 ядер эндосперма. Зигота у всех изученных видов делится поперечно, образуя апикальную и базальную клетки. Четырехклеточный проэмбрио образуется в результате деления поперечными перегородками апикальной и базальной клеток (рис. 3, *4*). Последующие деления происходят только в апикальной клетке четырехклеточного проэмбрио и ее производных, в результате чего возникает линейный проэмбрио. Собственно эмбриогенная клетка делится вначале продольно, а потом обе клетки делятся поперечными перегородками. В итоге образуется шаровидный зародыш, у которого затем формируется эмбриодерма и закладываются бугорки семядолей.

Клетки подвеска, примыкающие непосредственно к зародышу, могут делиться как в продольном, так и в поперечном направлении; в результате формируются либо короткие и толстые, либо длинные и тонкие подвески. Анализ 160 многоклеточных зародышей показал, что первый тип подвеска характерен для *M. difalcata*, *M. cancellata*, второй — для *M. polychroa*, *M. trautvetteri*, *M. sativa*.

Развитие зародыша у *M. sativa* относится к типу Caryophyllad, вариация *Medicago* (Винокурцева, 1968; Нам, 1973). Мы пришли к заключению, что у всех изученных нами многолетних видов рода *Medicago* развитие зародыша происходит однотипно, т. е. данный тип развития зародыша, очевидно, свойствен в целом всему роду. Однако даже в пределах одного вида возможны отклонения, которые выражаются в различном направлении перегородок при формировании проэмбрио, в различной последовательности деления апикальной и базальной клеток двуклеточного проэмбрио, в форме и степени развития подвеска.

Таким образом, изучена эмбриология 9 многолетних видов рода *Medicago* L. — дикорастущих и культивируемых. Исследованные виды обнаружили большое сходство в протекании всех эмбриологических процессов, несмотря на различия видов по морфологии и в степени плоидности. Тем не менее обсуждение эмбриологической характеристики рода *Medicago* в целом пока преждевременно; необходимо дальнейшее изучение других видов рода, как многолетних, так и однолетних.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вавилов Н. П., Балышев Л. Н. Полевые сельскохозяйственные культуры СССР. М.: Колос, 1984. 150 с. — *Васильченко И. Т.* Люцерна — лучшее кормовое растение // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1949. Сер. 1. Вып. 8. С. 9—240. — *Винокурцева В. Ф.* Описание эмбриогенеза люцерны синей (семиреченской) // Вестн. с.-х. науки. 1968. № 1. С. 49—53. — *Возный И. Д.* Методика скрещивания люцерны // Селекция и семеноводство. 1937. № 6. С. 49—51. — *Коровина О. Н.* Природный генофонд дикорастущих родичей культивируемых растений флоры СССР и его охрана (аннотированный перечень). Л., 1986. 126 с. — *Куприянова Л. А., Алешина Л. А.* Семейство *Fabaceae* — бобовые // Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. 1972. Т. 1. С. 129—139. — *Лубенец П. А.* *Medicago* // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1972. Т. 47, вып. 3. С. 3—68. — *Маркова Л. Г.* К биологии цветения и плодообразования люцерны // Изв. Том. отд-ния ВБО. 1959. Т. IV. С. 91—103. — *Нам В. М.* О процессе оплодотворения у люцерны // Биол. науки. 1971. № 7. С. 63—65. — *Нам В. М.* Биология цветения и цитоэмбриология люцерны в связи с пониженной завязываемостью семян: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ташкент, 1973. 29 с. — *Неприна Л. И.* Материалы по эмбриологии люцерны (*Medicago sativa* L.) // Учен. зап. Молотов. ун-та. 1956. Т. 10, вып. 1. С. 135—142. — *Ника Е. Е.* К морфологии пыльцы видов люцерны *Medicago* L. // Учен. зап. Кишинев. ун-та. 1955. Т. 20. С. 189—198. — *Николов Х.* Цитологическое и эмбриологическое изучение люцерны посевной (*M. sativa* L.) // Изв. Ин-та растениеводства с.-х. акад. в Болгарии. 1963. Т. 16. С. 57—70. — *Новоселова А. С.* Актуальные проблемы селекции многолетних трав // С.-х. биология. 1982. Т. 17, № 1. С. 38—45.— *Орел Л. И., Иванов А. И., Константинова Л. Н., Дзюбенко Н. И.* Определение уровня потенциальной плодовитости завязей люцерны в связи с семенной продуктивностью // Бюл. ВИР. Л., 1983. Вып. 131. С. 56—58. — *Орел Л. И., Константинова Л. Н., Огородникова В. Ф.* и др. Отбор растений люцерны с высокой плодовитостью завязей. Метод. указ. Л., 1985. 36 с. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с. — *Пащенко З. М., Рустамова Д. М.* Эмбриология стерильных форм люцерны с ветвистой кистью // Узб. биол. журн. 1971. № 2. С. 53—56. — *Пестова Т. М.* Цитоэмбриологичесние особениости люцерны сине-гибридной // Цитология и генетика. 1982. Т. 16, № 3. С. 26—30. — *Пономарев А. Н.* Экология энтомофильного опыления посевной люцерны (*M. sativa* L.) // Экология опыления. Пермь, 1975. Вып. 1. С. 1—36. — *Светозарова В. В.* Фертильность люцерны тяньшанской при введении ее в культуру // Люцерна тяньшанская и опыт ее интродукции. М.: Наука, 1967. С. 221—258. — *Терзийски Д. П., Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриологическое исследование люцерны родопской (*Medicago rhodopaea* Vel.) // Бюл. Гл. ботан. сада. 1973. Т. 10, вып. 89. С. 20—29. — *Худяк М. И.* Эмбриологическое исследование люцерны посевной (*Medicago sativa* L.) при самоопылении // Укр. ботан. журн. 1967. Т. 24, № 4. С. 6—12. — *Alexander M. P.* Differential staining of aborted and non-aborted pollen // Stain. Technol. 1969. Vol. 44, N 3. P. 117—122. — *Bijok K., Adamkiewicz E., Grygorczyk L.* Studia embriologicze u pieciu odmian *Medicago sativa* L. Cz. II // Acta agrobotanica. 1973. Vol. 26, Z. 1. S. 31—51. — *Cooper D. C., Brink R. A.* Somatoplastic sterility in *Medicago sativa* // Science. 1939. Vol. 90, N 8. P. 545—546. — *Dyba S., Wojciechowski A.* Wspolzaleznose miedzy kietkowaniem ziarn pylku i wzrostem tagiewek pitkowych a plonem nasion u lucerny (*M. media* Pers.) // Hodowla roslin aklimatyzacia i nasiennctwo. Warszawa, 1979. T. 23, Z. 6. C. 371—378. — *Sangduen N., Sorensen E. L., Liang G. H.* Pollen development and pollen tube growth following self-pollination and intra- and interspecific pollination of *Medicago* species // Euphytica. 1983. Vol. 32, N 2. P. 527—534.

Пермский государственный университет.

Получено 26 I 1990.

SUMMARY

The embryology of nine (eight for the first time) perennial wild and cultivated species of *Medicago* have been studied using light and luminescent microscopy. Following processes have been considered: 1) microsporogenesis, pollen development and fertility; 2) megasporogenesis, embryo sac development, ovule fertility; 3) double fertilization, development of the embryo and endosperm. No deviations from the normal development were found. The reduction of potential seed productivity was noted. It is associated with sterilization of some ovules before flower opening, degeneration of non-fertilized ovules in pollinated flowers and with the degeneration of fertilized ovules resulting from anomalous endosperm development.

ТОМ 75 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1990, №

УДК 581.8 : 581.48 : 582.572 : 582

© 1990

Г. Г. Оганезова

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СЕМЕНИ НЕКОТОРЫХ АМАРИЛЛИСОВЫХ (*AMARYLLIDACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ

G. G. OGANEZOVA. SEED AND FRUIT ANATOMY OF SOME *AMARYLLIDACEAE* IN CONNECTION WITH THEIR SYSTEMATICS AND PHYLOGENY

По данным сравнительно-анатомического изучения семян (частично плодов) представителей *Amaryllidaceae*, в состав семейства в современном понимании включаются роды *Ixiolirion* и *Doryanthes*. Подтверждается целесообразность исключения родов *Hemerocallis* и *Alstroemeria* из состава амариллисовых. Признаки семян *Hemerocallis* согласуются с выделением этого рода в отдельное семейство, близкое к асфоделовым. Подчеркивается чрезвычайно обособленное положение рода *Alstroemeria*, не имеющего связи с группой родственных *Amaryllidaceae* семейств — *Alliaceae*, *Asphodelaceae*, *Agavaceae*.

Несмотря на некоторые спорные вопросы объема и таксономических связей, сем. *Amaryllidaceae* в современной интерпретации (Schulze, 1983; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987) в целом достаточно гомогенно и его таксономический ранг как отдельного семейства, тесно связанного с родством сем. *Liliaceae* s. l., не дискутируется.

Для разрешения спорных моментов в систематике семейства мы не ограничились собственно амариллисовыми и включили для сравнения род *Hemerocallis*, который попеременно рассматривают в составе асфоделовых (Pax, 1889), амариллисовых (Moldenke, 1953; Traub, 1953, 1957, 1962, 1963) или же выделяют в самостоятельное семейство (Huber, 1969; Takhtajan, 1980; Dahlgren, Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987). Такое же спорное положение занимают изученные нами роды *Doryanthes*, *Alstroemeria*, *Ixiolirion* (Pax, 1889; Traub, 1963; Huber, 1969; Takhtajan, 1980; Dahlgren et al., 1985: Тахтаджян, 1987).

Основные этапы истории изучения амариллисовых заключены в работах W. Herbert (1837), J. G. Baker (1888), F. Pax (1889), F. Pax, K. Hoffmann (1930), H. Melchior (1964). Исследования этих авторов позволили подойти к современному пониманию объема семейства.

Особый интерес представляют амариллисовые в понимании J. Hutchinson (1934, 1973) и согласного с ним H. P. Traub (1963), которые включают в его состав весь комплекс луковых.

В работе H. Huber (1969), основанной на исследовании семенной кожуры, из состава амариллисовых исключены все роды луковых и род *Hemerocallis*, но, признавая их несомненную родственную связь, автор сохраняет все названные таксоны в составе одного порядка. По Huber, в амариллисовые не включаются также роды *Ixiolirion* и *Alstroemeria* — первый входит в родство асфоделовых, а второй — в группу семейств колхикоидных лилейных (*Liliaceae* s. str., *Colchicaceae* и др.). Сходной точки зрения на объем и филогенетические связи

Amaryllidaceae и *Alstroemeriaceae* придерживаются R. Dahlgren, H. T. Clifford (1982), Dahlgren с соавторами (1985).

А. Л. Тахтаджян (1966) ограничивает объем семейства собственно амариллисовыми, подчеркивая, что их родство с луковыми более отделенное, чем с лилейными, в частности с подсемейством *Asphodeloideae* (триба *Hemerocalleae*). Позже, следуя A. Cronquist (1968), он включает *Amaryllidaceae* вместе с *Agavaceae*, *Alliaceae*, *Alstroemeriaceae* в состав сем. *Liliaceae* (Тахтаджян, 1970). В системе 1980 г. Тахтаджян вновь возвращается к первоначальной точке зрения, признавая самостоятельность амариллисовых (включая *Ixiolirion*) и их родство с *Hemerocallidaceae* (Takhtajan, 1980). В работе 1987 г. (Тахтаджян, 1987) он исключает *Ixiolirion* из состава амариллисовых и возводит его в ранг отдельного семейства. Роды *Doryanthes* и *Alstroemeria* признаются им в качестве самостоятельных семейств *Doryantaceae* и *Alstroemeriaceae*, но если первое располагается в одной группе родства с амариллисовыми, то второе выделяется в отдельный порядок.

Объем амариллисовых в его современном понимании (с исключением из их состава родов *Hemerocallis*, *Alstroemeria* и *Ixiolirion*) обосновывается данными изучения пыльцы (Schulze, 1978). Автор подчеркивает обособленность *Alstroemeria* не только от амариллисовых, но и от лилейных, в составе которых этот род рассматривался F. Buxbaum (1951, 1954). К такому же заключению относительно связей *Alstroemeria* и представителей *Liliaceae* s. str. пришел W. R. Taylor (1926) при изучении кариотипов обеих групп.

В работах H. Schlimbach (1924), H. Stenar (1925), R. Schnarf (1931), K. Tomita (1931), J. Merry (1937), М. И. Савченко и Г. А. Комар (1965) дается описание семяпочки амариллисовых (анатропная, двупокровная, крассинуцеллятная) и алстромериевых (анатропная, двупокровная, тенуинуцеллятная, с обтуратором). Но среди амариллисовых встречаются роды, семязачатки которых однопокровные, тенуинуцеллятные (*Amaryllis*, *Nerine*) и без интегументов (*Crinum*). На единственном интегументе *Nerine* и наружном интегументе *Hemerocallis* (*H. occidentalis*) развиваются устьица (Flint, Moreland, 1943). Эндосперм гелобиальный, ядерный (Магешвари, 1954; Huber, 1969; Солнцева, Ворсобина, 1978). Зрелые семена некоторых родов снабжены ариллоидами-элайосомами (Комар, 1978а, б). Зародыш некоторых амариллисовых содержит хлорофилл (Yakovlev, Zhukova, 1980). Большинство данных по семенам амариллисовых и близких к ним таксонов обобщены в сводке «Сравнительная анатомия семян» (ред. Тахтаджян, 1985).

Нами изучены виды следующих родов: *Hemerocallis* L., *Zephyranthes* Herb., *Hymenocallis* Salisb., *Habranthus* Herb., *Ungernia* Bunge, *Galanthus* L., *Hippeastrum* Herb., *Narcissus* L., *Leucojum* L., *Sternbergia* Waldst. et Kit., *Pancratium* L., *Clivia* Lindl., *Crinum* L., *Haemanthus* L., *Amaryllis* L., *Alstroemeria* L., *Doryanthes* Corréa, *Ixiolirion* Fisch. Плоды и семена части видов *Hemerocallis*, *Hymenocallis*, *Narcissus*, *Leucojum*, *Pancratium*, *Hippeastrum*, *Clivia*, *Crinum*, *Haemanthus*, *Alstroemeria*, *Ixiolirion*, *Ungernia* изучали в развитии. У остальных родов изучали только зрелые семена, полученные по обменным каталогам Delectus seminum.

Результаты исследований

Род *Hemerocallis*. Около 20 его видов встречаются в умеренной части Евразии, главным образом в Восточной Азии (в Европе 1 вид).[1] Изучено 10 образцов [2] следующих видов: *H. fulva* L. — Ботан. сад АН АрмССР, Ереван;

---

[1] Данные по числу видов и распространению приводятся по J. C. Willis (1966), D. J. Mabberley (1987); с некоторыми уточнениями по А. И. Введенскому (1963).

[2] Образцом мы называем совокупность 5—7 изученных семян (плодов), присланных по одному номеру Delectus seminum или взятых с одного растения. В ряде случаев образцы в разные годы были дублированы.

УССР. Киев; *H. longituba* Miq. — Япония, Токио; *H. lilio-asphodelus* L. — Западный Берлин, Далем; УССР, Киев; Португалия, Порто; *H. middendorfii* Trautv. et Mey. — РСФСР, о-в Сахалин, Новоалександровск; *H. thunbergii* Baker — Румыния, Клуж; РСФСР, Свердловск.

Семена черные, неправильно многогранные, с закругленными ребрами. Завязь 2-гнездная, верхняя, без септальных нектарников. Края плодолистиков в верхней части завязи только сближаются, в основании же срастаются. В структуре завязи следует отметить следующие особенности: наличие идиобластов с рафидами, которых особенно много в перегородках завязи; при созревании плода в основной паренхиме появляются танниновые идиобласты — клетки с коричневыми включениями. В процессе созревания формируется плод (коробочка), который вскрывается по центру и плодолистикам.

Семязачаток анатропный, 2-покровный, с развитым нуцеллусом и обтуратором. Наружный интегумент из 7 слоев изодиаметрических клеток, среди которых лишь клетки внутренней эпидермы выделяются радиально вытянутой формой. В этом слое замечены периклинальные деления. Внутренний интегумент 3—4-слойный. Его наружная эпидерма представлена радиально вытянутыми невакуолизированными клетками. Клетки остальных 2—3 слоев неправильной формы, с косыми антиклинальными стенками, сильно вакуолизированные. В процессе созревания семени появляется незначительное утолщение наружной периклинальной стенки клеток экзотесты (при описании дозревающего и зрелого семени используется терминология E. J. Corner, 1976). Число слоев тесты увеличивается до 10—13, нуцеллус разрушается. В зрелом семени (рис. 1, *А*, *Б*) клетки экзотесты полностью заполняются меланином, и только обработка жавелевой водой (Оганезова, 1985) обнаруживает значительные утолщения их наружной периклинальной стенки. У *H. middendorfii* 1—2 наружных слоя мезотесты с незначительным утолщением клеточных стенок, у остальных видов она представлена крупными овальными клетками, самые внутренние слои их несколько сжатые. У некоторых образцов *H. lilio-asphodelus* в мезотесте иногда образуются лизигенные полости. Тегмен разрушается. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный, составлен клетками со слабо утолщенными стенками. Микрохимические реакции выявили отсутствие крахмала, следы жиров, основное запасное вещество — белок.

Род *Ixiolirion*. Олиготипный род, 3 его вида встречаются в Юго-Западной и Средней Азии. Данные по плодовой оболочке и семенной кожуре *I. tataricum* (Pall.) Herb. subsp. *montanum* (Labill.) Takht. нами публиковались (Оганезова, 1981а). Напомним только некоторые специфические признаки. В завязи иксиолириона есть септальные нектарники, идиобласты с рафидами и клетки с зернами крахмала. Кожура зрелого семени составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из тангентально вытянутых клеток, заполненных меланинами; в тегмене сохраняется 1 слой клеток с утолщенными стенками. Эндосперм многослойный, из клеток с развитыми утолщениями стенок, с содержимым из жиров и белков. В клетках, граничащих с зародышем, есть крахмал.

Род *Ungernia*. Олиготипный род, 6 его видов распространены в Иране и Средней Азии. Изучены 2 образца вида *U. sewertzowii* (Regel) B. Fedtsch. — Ботан. сад АН АрмССР, Ереван; УзССР, Ташкент. Семена черные, удлиненные, неправильно-многоугольные.

Завязь нижняя с септальными нектарниками. Семязачатки многочисленные, 2-покровные, анатропные, с обтуратором. Нуцеллус в париетальной и микропилярной части 1—2-слойный, но в области халазы массивный. Наружный интегумент из 9 слоев клеток, внутренний — 2-слойный. Вызревают 2—4, чаще 3 семени. Кожура зрелого семени (рис. 1, *В*) составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из узких, тангентально вытянутых клеток, заполненных меланином. Первый слой мезотесты состоит из клеток с радиально вытянутой наружной стенкой, в которой накапливаются дубильные вещества.

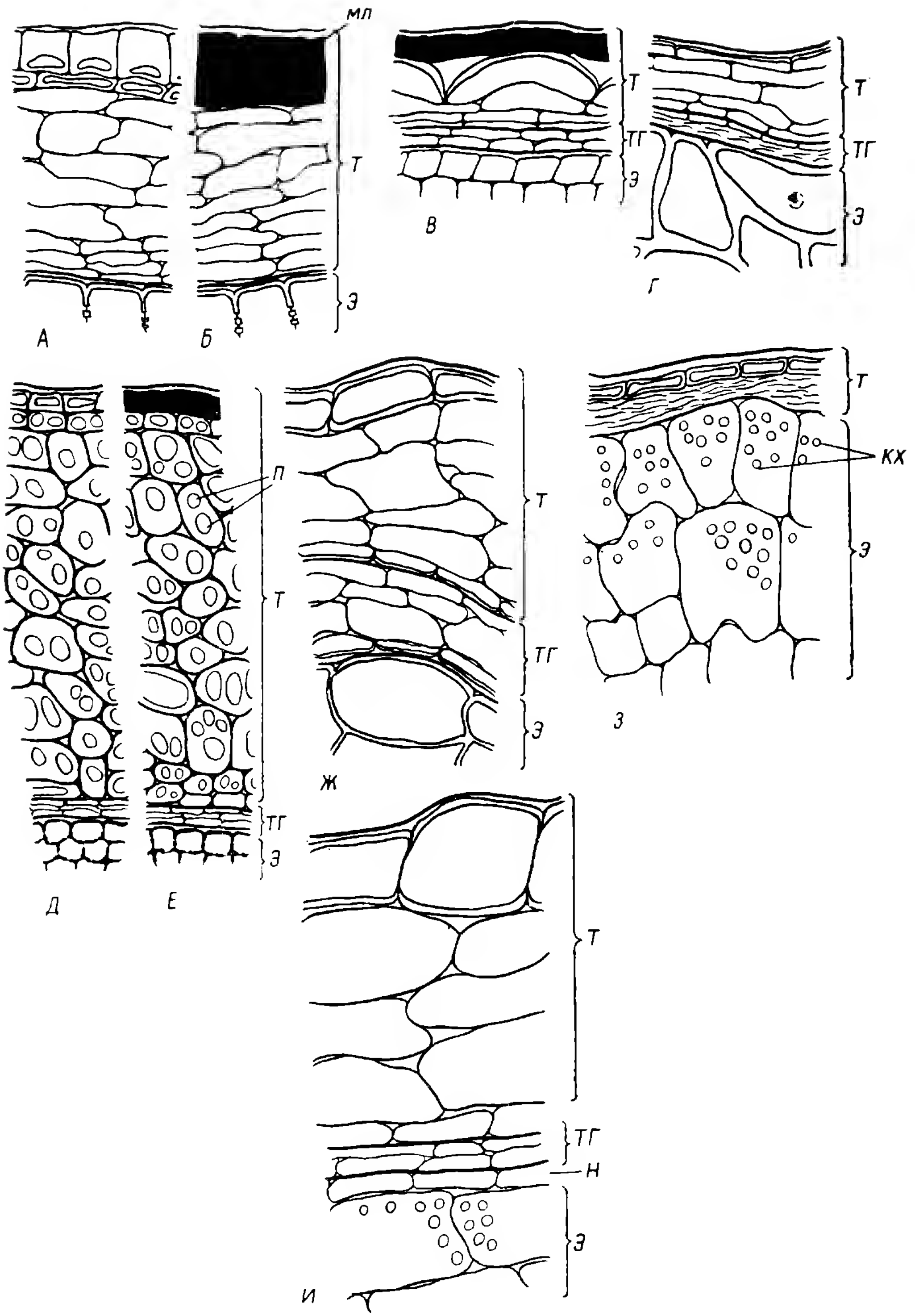


Рис. 1. Структура покровов зрелого семени некоторых амариллисовых.

А, *Б* — *Hemerocallis middendorfii* (*А* — обработан жавелевой водой); *В* — *Ungernia sewertzowii*; *Г* — *Leucojum vernum*; *Д*, *Е* — *Pancratium maritimum* (*Д* — обработан жавелевой водой); *Ж* — *Clivia miniata*; *З* — *Amaryllis bella-donna*; *И* — *Haemanthus albiflos*. *т* — теста, *тг* — тегмен, *э* — эндосперм, *н* — остатки нуцеллуса, *мл* — меланин, *п* — поры, *кх* — крахмальные зерна, *А*—*Ж*, *И* — ×200; *З* — ×280.

Такая форма наружной клеточной стенки субэпидермального слоя обусловливает появление больших межклетников. Следующий слой мезотесты также крупноклеточный, остальные слои сжимаются. Близ рафе число слоев тесты несколько увеличивается. Тегмен сильно сжимается. Кутикулы тонкие. Эндосперм немногослойный, его клетки тонкостенные, содержат жиры и главным образом белки.

Род *Leucojum*. 12 его видов встречаются в Европе, в Юго-Западной Азии и Северной Африке. Изучены 3 образца: *L. vernum* L. — Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН), Ленинград; ФРГ, Франкфурт-на-Майне; *L. aestivum* L. — ГССР, Тбилиси. Семена темно-, светло-коричневые или черные, удлиненные или почти округлые. У *L. vernum* с элайосомом.

Завязь 3-гнездная, наружные слои завязи плотные, здесь встречаются идиобласты с рафидами; внутренние слои рыхлые. У *L. vernum* нектарники образованы маргинальными участками каждого плодолистика и расположены в центральной части завязи. Плод коробочка, вскрывается по центру завязи и гнездам.

Семязачатки анатропные, с 2 интегументами, нуцеллус 2-слойный со следами деструкции внутреннего слоя. Наружный интегумент из 4 слоев почти изодиаметрических клеток, внутренний — 2—3-слойный, из крупных прямоугольных клеток. В процессе созревания геста увеличивается до 6—7 слоев. В экзотесте незначительно утолщается наружная клеточная стенка, второй и третий слои мезотесты состоят из крупных овальных клеток с межклетниками. Эндотеста мелкоклеточная. Число слоев тегмена увеличивается до 4—5, близ рафе даже до 6—7, клетки его внутренних слоев еще остаются невакуолизированными. Нуцеллус разрушается. Зрелая семенная кожура (рис. 1, *Г*) составлена производными обоих интегументов. В клетках экзотесты накапливаются меланины; концентрации этих веществ выше у *L. vernum*, что обеспечивает этому виду лучшую сохранность всех слоев спермодермы. В тегмене сохраняется только один слой узких, тангентально вытянутых клеток, окрашенных дубильными веществами в коричневый цвет, остальные слои тегмена сминаются. Кутикулы тонкие. Клетки эндосперма со значительным утолщением клеточных стенок, особенно у внутренних слоев.

Род *Sternbergia*. Олиготипный древнесредиземноморский род, его 8 видов распространены от Восточного Средиземноморья до Юго-Западной и Средней Азии. Изучен 1 образец *S. colchiciflora* Waldst. et Kit. Семена небольшие, вытянутые, с ариллоидом вдоль рафе, светло-коричневые.

Зрелая семенная кожура составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из узких, тангентально вытянутых клеток с заметным утолщением наружной периклинальной стенки, с незначительным накоплением в ней дубильных веществ (легкий коричневый оттенок). Мезотеста из 3 слоев тонкостенных прямоугольных клеток, обычно немного сжатых; эндотеста из узких тангентально вытянутых клеток с коричневым содержимым. Теста подстилается темно-коричневой пленкой, в которой можно различить слой удлиненных клеток тегмена, заполненных темно-коричневыми дубильными веществами. Под воздействием жавелевой воды выявляются еще несколько слоев тегмена, которые в зрелом семени сильно сжаты. Кутикулы тонкие. Клетки многослойного эндосперма со значительным утолщением клеточных стенок.

Род *Narcissus*. Род насчитывает 60 видов, которые встречаются в умеренной Европе (1 вид), Средиземноморье и Юго-Западной Азии. Изучены 7 образцов видов: *N. bulbocodium* L. — США, Луизиана; Бельгия, Мейзе; *N. lacticolor* (Haw.) Steud. — Ботан. сад АН АрмССР, Ереван; *N. pseudonarcissus* L. — Франция, Париж; *N. rupicola* Dufour — Великобритания, Ливерпуль. Семена черные, немного вытянутые, с узким ребром вдоль рафе.

В структуре завязи и зрелого плода (коробочки) специфических признаков не наблюдалось. J. Schniewind-Thies (1897) отмечает развитие септальных нектарников для видов этого рода. У изученных нами образцов нектарники не образовывали каналов и вместилищ, что чрезвычайно характерно для лилейных и ряда других амариллисовых. Маргинальные участки каждого плодолистика в средней и нижней частях каждого гнезда завязи выстланы железистой эпидермой. Семязачатки анатропные, 2-покровные, крассинуцеллятные, с выраженной нуцеллярной эпидермой. Наружный интегумент из 4 слоев изодиаметрических клеток, внутренний из 2, местами 3 слоев узких, тангентально вытянутых клеток. В процессе созревания семени число слоев тесты незначительно увеличивается, тегмен остается 2-слойным, нуцеллус долго не разрушается. В зрелом семени экзотеста составлена узкими клетками с развитыми утолщениями периклинальных стенок, которые маскируются меланином. В мезотесте сохраняются 2—3 слоя довольно крупных овальных паренхимных клеток, остальные слои вместе с тегменом и остатками нуцеллуса сжимаются в кутикулоподобное образование. Под воздействием жавелевой воды выявляются 2 слоя мелких, узких клеток тегмена, пропитанных дубильными веществами. Местами, обычно близ рафе, сохраняется 1 слой нуцеллуса. Кутикулы тонкие. Эндосперм составлен многочисленными слоями клеток с выраженным утолщением их стенок.

Род *Galanthus*. 20 его видов встречаются в Европе, преимущественно в Средиземноморье, и в Юго-Западной Азии. Изучено 7 образцов видов: *G. nivalis* L. — Берлин-Далем; Великобритания, Данди; *G. plicatus* Bieb. — БИН, Ленинград; *G. transcaucasicus* Fomin — Ботан. сад. АН АрмССР, Ереван; *G. alpinus* Sosn. — АрмССР, Ноемберянский р-н, окр. с. Кохб; БИН, Ленинград. Зрелые семена округлые или слегка вытянутые, светло-желтые, с развитым ариллоидом.

В структуре завязи и зрелого плода заметных особенностей не обнаружено. Септальные нектарники завязи — железистая эпидерма маргинальных участков плодолистиков, которые в центре завязи не срастаются, а лишь сближаются, и между ними сохраняется канал, служащий вместилищем нектара.

Семязачатки анатропные, 2-покровные, наружный интегумент в халазальной части сильно разрастается, формируя ариллоид. Нуцеллус массивный; 2—3-слойный в микропилярной части, он быстро переходит в многослойный массив ткани в направлении халазы. В процессе развития семени ткани интегументов мало изменяются, но разрастается ариллоид — элайосом. В зрелом семени лучше всего сохраняются его ткани — наружная эпидерма со значительными утолщениями наружных клеточных стенок, основная паренхима из крупных тонкостенных клеток с содержимым. В этой части семени хорошо различим 1 слой узких мелких клеток тегмена с незначительным количеством дубильных веществ в клетках. Остальная поверхность семени покрыта 3 слоями тангентально вытянутых бесцветных клеток тесты, среди которых выделяется незначительными утолщениями клеточных стенок экзотеста. Более внутренние слои тесты вместе с тегменом и кутикулами сжимаются в бесклеточную прослойку. Эндосперм мощный, многослойный, его клетки с развитыми пористыми утолщениями стенок.

Род *Pancratium*. 15 видов этого рода встречаются в Средиземноморье и тропической Азии и Африке. Изучен *P. maritimum* L. — ГССР, Пицунда; Франция; всего 6 образцов. Семена блестящие, упругие, неправильно-3—4-гранные, черные.

Завязь 3-гнездная нижняя, септальные нектарники развиваются между латеральными участками двух соседних плодолистиков. В верхней части завязи плодолистики срастаются неполностью — сохраняется эпидерма маргинальных участков, которая 3 лучами отходит от центра завязи. В ткани стенки завязи встречаются рафиды. Плод — коробочка, заметных отличительных признаков в его анатомической структуре не обнаружено.

Семязачатки анатропные, двупокровные, с обтуратором. Нуцеллус в верхней и париетальной части семязачатка 2—3-слойный, с эпистазой, в халазальной части более многослойный. Наружный интегумент из 8—9 слоев (в области рафе их больше) и с заметным утолщением наружной клеточной стенки наружной эпидермы. Первые 2 слоя основной паренхимы крупноклеточные, следующие 3 слоя из узких, тангентально вытянутых клеток. Внутренняя эпидерма из небольших, прямоугольных клеток. Внутренний интегумент 2—3-слойный, его наружная и внутренняя эпидермы характеризуются незначительным утолщением соответственно наружной и внутренней периклинальных клеточных стенок. В процессе созревания семени заметно увеличивается утолщение клеточных стенок экзотесты. Ткань мезотесты разрастается. Клетки внутреннего интегумента и нуцеллуса значительно тангентально вытягиваются. Последний постепенно разрушается.

В зрелом семени (рис. 1, *Д*, *Е*) экзотеста составлена прямоугольными клетками с узкими клеточными полостями и утолщенными стенками, заполненными меланинами. Мезотеста из крупных клеток с незначительным пористым утолщением клеточных стенок, окрашенных дубильными веществами в коричневый цвет. Эта ткань с большими межклетниками, которые придают упругость спермодерме. Тегмен сильно сжат, и его клетки трудноразличимы. Кутикулы тонкие. Эндосперм составлен многослойной тканью с незначительно утолщенными, пористыми клеточными стенками.

Род *Habranthus*. Все 20 видов этого рода приурочены к тропической и южной Америке. Изучены 2 образца видов: *H. andersonii* Herb. ex Lindl. — Великобритания, Ливерпуль; *H. robustus* Herb. — Австрия, Грац. Зрелые семена черные, уплощенные, с крылом (*H. robustus*) или без него (*H. andersonii*).

Спермодерма составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из узких, тангентально вытянутых клеток, заполненных темно-коричневым содержимым. Мезотеста из 2—3 слоев тонкостенных овальных клеток. Эндотеста мелкоклеточная. Тегмен 2-слойный, из мелких сжатых клеток. Кутикулы тонкие. Эндосперм немногослойный, из тонкостенных клеток. Запасные вещества — жиры и белки.

Род *Zephyranthes*. Все виды (около 70) этого рода сконцентрированы в субтропиках и тропиках Америки, главным образом в Вест-Индии. Изучены 2 образца видов: *Z. tubispatha* Herb. — ГССР, Батуми; *Z. rosea* Lindl. — Румыния, Клуж. Семена черные, уплощенные, в контуре треугольные. Структура тканей спермодермы, эндосперма и характер запасных веществ близки к таковым у видов рода.

Род *Hippeastrum*. Около 75 видов этого рода распространены в тропической и субтропической Америке. Изучены 3 образца видов: *H. vittatum* Herb. — Франция, Антиб; *Hippeastrum* sp. — Ботан. сад АН АрмССР и коллекция автора, Ереван. Зрелые семена изученных видов черные плоские, с развитым крылом.

Структура завязи без специфических признаков. Толщина ее стенок — 20—21 слой клеток, есть рафиды и септальные нектарники между латеральными участками двух соседних плодолистиков. Плод коробочка.

Семязачатки анатропные, 2-покровные, крассинуцеллятные с выраженной нуцеллярной эпидермой, с обтуратором. Наружный интегумент — 3-слойный, внутренний — 2-слойный. В процессе созревания клетки экзотесты тангентально вытягиваются, мезотеста разрастается с образованием крупноклеточной рыхлой ткани. Число ее слоев резко возрастает в рафе и антирафе с формированием крыла. Экзотеста зрелого семени — из узких прямоугольных клеток, заполненных меланином. Первый слой мезотесты — из крупных клеток, наружная периклинальная стенка которых короче внутренней и пропитана дубильными веществами. Следующие 2 слоя тонкостенные, тангентально вытянутые, сильно сжатые. Эндотеста из довольно крупных прямоугольных клеток. Тегмен двуслойный, из сильно сжатых клеток. Нуцеллус сохраняется в виде небольшого скопления клеток близ рафе. Кутикулы тонкие. В крыле мезотеста разрушается с образованием полостей. Эндосперм немногослойный. Его клетки с незначительным утолщением клеточных стенок. Запасные вещества — жиры, белки.

Род *Amaryllis*. Монотипный южноафриканский род. Изучен 1 образец *A. bella-donna* L. Семя овальное, желтоватое, мясистое, зародыш прорастает в семени.

Семенная кожура составлена производными единственного интегумента. Экзотеста из прямоугольных, тангентально ориентированных клеток с равномерно утолщенными стенками и очень толстой кутикулой. Остальные 5—6 слоев мезотесты из сильно сжатых, тангентально вытянутых клеток, клеточные полости которых практически неразличимы. Кутикула между спермодермой и эндоспермом очень тонкая. Эндосперм мощный. Его клетки тонкостенные, крупные. В периферических слоях эндосперма содержится большое количество крахмальных зерен. Слои же, прилегающие к проросшему зародышу, лишены содержимого. Много крахмала и в тканях зародыша (рис. 1, *З*).

Род *Clivia*. Олиготипный род, 3 его вида приурочены к Южной Африке. Изучены 2 образца вида *C. miniata* Regel — Ботан. сад АН АрмССР, коллекция автора, Ереван. Семена округлые, желтоватые. В структуре завязи интересно отметить развитие очень длинных перегородок, длина которых превышает расстояние от стенки завязи до ее центра. На стадии цветка эти перегородки образуют впячивания в гнезда завязи, по мере созревания и роста плода они распрямляются. В стенке завязи около 32 слоев, есть идиобласты с рафидами. В проводящей системе завязи можно различить пучки — следы частей цветка и проводящие пучки самой завязи. Зрелый плод — ягодообразный, невскрывающийся, ярко-оранжевый или красный.

Семязачатков 6—7 в каждом гнезде, они гемитропные, 2-покровные, крассинуцеллятные, с обтуратором. Наружный интегумент 4-слойный, внутренний — 2—3-слойный. Заметно развиты утолщения наружной эпидермы наружного интегумента. Наружные 2 слоя нуцеллуса из небольших невакуолизированных клеток, остальные 3—4 слоя из более крупных, вакуолизированных клеток, намечается разрушение самых внутренних слоев. В процессе созревания утолщения клеточных стенок экзотесты заметно увеличиваются. Клетки мезотесты разрастаются с образованием значительных межклетников. Эндотеста из прямоугольных небольших клеток. Число слоев тегмена увеличивается до 3, местами 4—5, он дифференцируется на экзо-, мезо- и эндотегмен. Нуцеллус сохраняется, его клетки растягиваются, теряют содержимое. В зрелых семенах (рис. 1, *Ж*) структура экзотесты не меняется. Клетки мезотесты тангентально вытягиваются и несколько сжимаются. В эндотесте развиваются незначительные утолщения внутренней периклинальной стенки. Клетки экзотегмена тангентально вытягиваются, мезотегмен сжимается, местами разрушается, эндотегмен составлен узкими клетками с утолщением внутренней периклинальной стенки. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный, его клетки с более или менее утолщенными стенками, лишены содержимого.

Род *Haemanthus*. Все виды (21) этого рода ограничены Капской областью. Изучены 4 образца видов: *H. albiflos* Jacq. — Ботан. сад АН АрмССР, Ереван; *H. katharinae* Baker — культурное, Тбилиси; ФРГ, Тюбинген. Зрелые семена округло-грушевидные, бесцветные.

Септальные нектарники между двумя плодолистиками образуются только в верхней части завязи, где плодолистики в колонке завязи не срастаются, а лишь сближаются. В нижней и средней частях завязи расположены 3 семязачатка (по одному в каждом гнезде завязи), плодолистики срастаются полностью. Проводящая система развита только в стенке завязи. Редкие идиобласты с рафидами встречаются только в перегородках. Зрелый плод — яркокрасный, ягодовидный, хотя число слоев ткани в стенке плода не более 12, вызревает обычно 1 семя.

Семязачатки 2-покровные, анатропные (у *H. albiflos*) или гемитропные (у *H. katharinae*), крассинуцеллятные, с обтуратором. Их проводящая система составлена не 1, как у вышеописанных родов, а 2 проводящими пучками. Наружный интегумент 3-слойный, внутренний 2-слойный. Нуцеллус в верхней и париетальной частях семязачатка 2—3-слойный, постепенно переходит в более многослойную ткань в халазальной части семязачатка. В процессе созревания происходит быстрое увеличение числа слоев интегументов, накопление в них крахмала. Число слоев наружного интегумента увеличивается до 5—6, внутреннего также до 5, иногда 6 (*H. katharinae*). Нуцеллус постепенно разрушается. Спермодерма зрелого семени (рис. 1, *И*) составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из клеток с развитыми утолщениями периклинальных стенок, мезо- и эндотеста из тонкостенных, тангентально вытянутых клеток. У изученных видов в тегмене сохраняются только 2 слоя клеток. Кутикулы хорошо развиты. В области рафе сохраняются остатки нуцеллуса. У *H. katharinae* клетки тегмена крупные, сохраняются лучше клеток тесты, которая сильно сжата. Эндосперм многослойный, его клетки тонкостенные, содержат в большом количестве крахмальные зерна. Зародыш *H. albiflos* ярко-зеленый.

Род *Hymenocallis*. Все 50 видов этого рода сосредоточены в субтропической и тропической Америке; часто на побережьях. Изучены 3 образца: *H. speciosa* Salisb. — Нидерланды, Амстердам; сорт *H. hybrida* Hort., стерильный анеуплоид (Матвеева, 1980) — Ботан. сад АН АрмССР, коллекция автора, Ереван. Зрелые семена крупные, округлые, светло-желтые.

В завязи развиты септальные нектарники между латеральными участками плодолистиков; проводящие пучки дифференцируются в стенке и перегородках завязи.

Семязачатков 6, в отличие от вышеописанных родов плацентация не центрально-угловая, а базальная. Семязачатки анатропные, 2-покровные, крассинуцеллятные. Наружный интегумент чрезвычайно мощный, около 23 слоев, пронизан многочисленными проводящими пучками (рис. 2, *В*). Из фуникулуса в семязачаток входят 3 проводящих пучка, которые разветвляются. Наружная эпидерма наружного интегумента из изодиаметрических клеток, покрытых тонкой кутикулой, средние 16—17 слоев крупноклеточные, невакуолизированные. Внутренний интегумент 2-слойный. Единственное в коллекции зрелое семя *H. speciosa* было с уже проросшим зародышем, эндосперм и внутренний интегумент были полностью облитерированы. Мощный многослойный покров семени образован наружным интегументом с многочисленными проводящими пучками (рис. 2, *Б*). Это настоящая саркотеста: экзотеста из изодиаметрических клеток с незначительным утолщением клеточной стенки и толстой кутикулой. Мезотеста из более чем 50 слоев паренхимы, причем наружные 10 слоев содержат крахмальные зерна, внутренние слои также с включениями и явными следами облитерации. Проводящие пучки тесты окружены паренхимным влагалищем.

Род *Crinum*. Около 130 его видов встречаются в тропиках и субтропиках, обычно по морским побережьям (семена часто распространяются водой). Изучены 4 образца: *C. asiaticum* L. — Ботан. сад АН АрмССР, Ереван; *C. longiflorum* Herb. — Франция, Лион; *C. delagoense* Verdorn. — Мозамбик, Мапуту. Зрелое семя округлое, светло-коричневое. Завязь 2-гнездная, с септальными нектарниками. Следы частей цветка образуют периферический круг проводящих пучков, проводящая система завязи составляет внутренний круг, мелкие проводящие пучки развиваются в перегородках завязи. В клетках паренхимы завязи есть гранулярные включения белка, которые расходуются по мере созревания плода. При созревании перикарпий слипается с поверхностью семени и отделяется от него с трудом. Структурно ткани дозревающего и зрелого плода мало отличаются от тканей завязи.

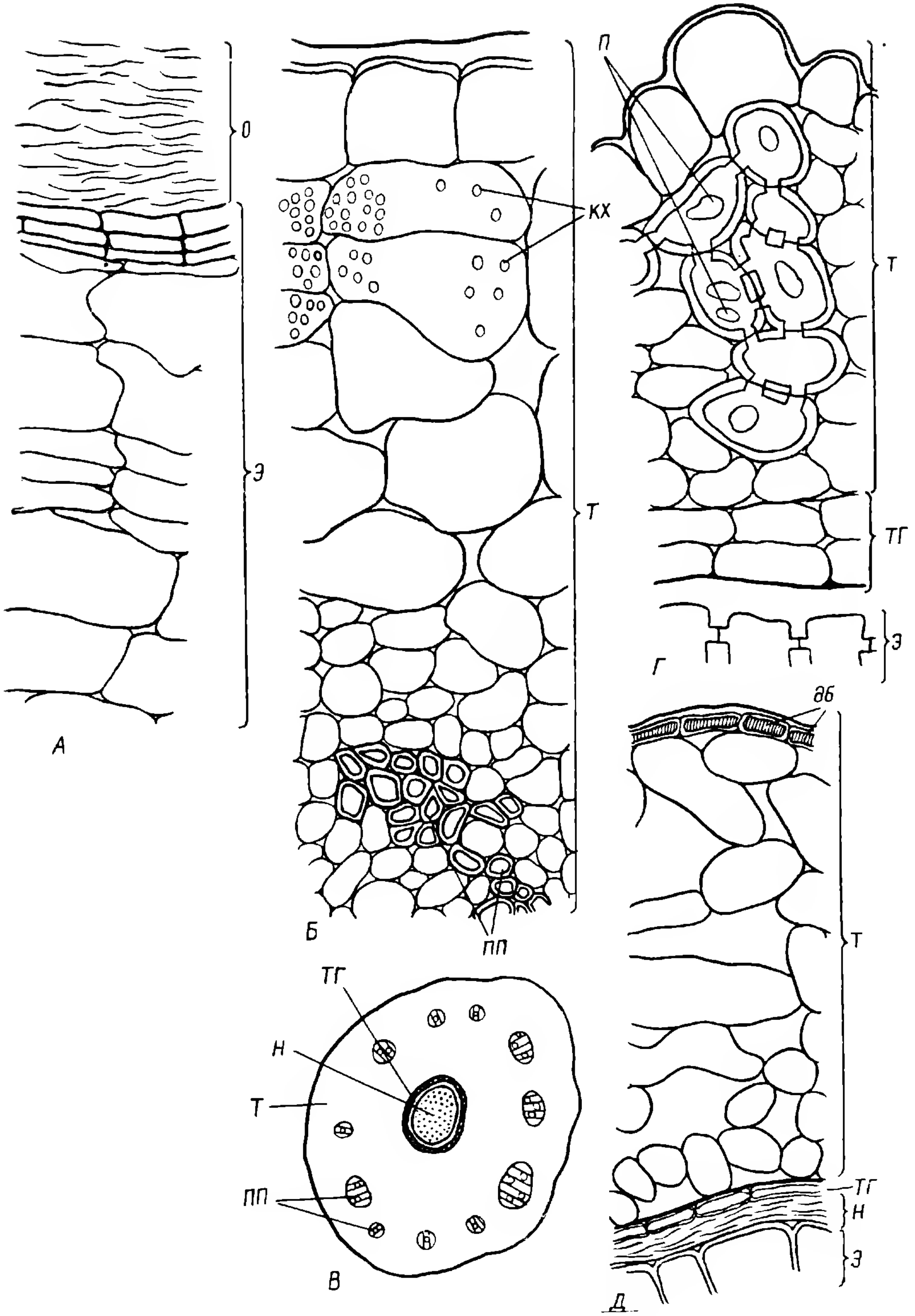


Рис. 2. Семязачаток (*В*) и структура покровов зрелого семени (*А*, *Б*, *Г*, *Д*) некоторых амариллисовых.

А — *Crinum delagoense*; *Б* — *Hymenocallis speciosa*; *В* — *H. hybrida*; *Г* — *Alstroemeria aurantiaca*; *Д* — *Doryanthes palmeri*. *о* — разрушенные остатки оболочки плода, *пп* — проводящие пучки, *дб* — коричневые дубильные вещества. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. *А*, *Б*, *Г*, *Д* — ×200; *В* — ×1.5.

В каждом гнезде завязи 1 семязачаток. В плоде вызревает 1 или 2 семени. Семязачатки с базальной плацентацией, лишены интегументов и представлены только массивным нуцеллусом. Развитие семени заключается в формировании многослойного эндосперма (рис. 2, *А*) и зародыша. Эндосперм составлен в основном крупными тонкостенными клетками, но наружные его слои напоминают пробку. Это прямоугольные небольшие клетки, во втором слое эндосперма отмечены периклинальные деления. Окраска суданом-3 (Прозина, 1960) обнаруживает наличие суберина в незначительно утолщенных клеточных стенках наружных слоев эндосперма. Зародыш прорастает еще в семени.

Род *Alstroemeria*. Южноамериканский род, около 50 видов. Изучено 7 образцов: *A. aurantiaca* D. Don. — Берлин-Далем; ФРГ, Карлсруэ; Нидерланды, Вангенинген; Франция, Льеж; *A. ligtu* Hybr. — Великобритания, Манчестер; *A. pulchella* L. — Испания (Тенериф), Пуэрто-де-ла-Крус; *Alstroemeria* sp. — Ботан. сад АН АрмССР, Ереван. Зрелые семена с пупырчатой поверхностью, коричневые или светло-желтые, шаровидные.

Завязь нижняя, 3-гнездная. Ее особенностью является выраженная граница между периферией завязи — продолжением тканей околоцветника — и ее внутренней (карпеллярной) частью. Их разделяют 5 слоев продольно вытянутых клеток, мелких, невакуолизированных. В перегородках завязи развиты септальные нектарники; железистая эпидерма присутствует и на маргинальных участках плодолистиков в верхней части колонки завязи. В процессе созревания происходит разрастание всех тканей плода, «разделительная полоса» дифференцируется как волокнистая ткань, появляются редкие идиобласты с рафидами. Эпидерма плодолистиков вакуолизируется. Периферические ткани разрастаются быстрее внутренних, собственно карпеллярных тканей, что приводит к выделению наружной и внутренней зон плода по разделительной полосе. Контакты между ними сохраняются только в месте развития проводящих пучков. Структура зрелого плода (коробочки) не изучена. По F. Buxbaum (1954), в зрелом плоде производные цветочной трубки отстают от оболочки плода.

Семязачатки анатропные, 2-покровные, крассинуцеллятные. Наружный интегумент из 4 слоев почти одинаковых клеток, внутренний — из 2 слоев мелких вытянутых клеток, нуцеллус в парietальной части 2—3-слойный. При развитии семени число слоев тесты увеличивается до 8, число слоев тегмена также увеличивается до 4, причем самый внутренний слой, покрытый мощной кутикулой, составлен крупными, радиально вытянутыми клетками. Нуцеллус разрастается, его разросшиеся клетки постепенно разрушаются.

В зрелом семени (рис. 2, *Г*) у видов с коричневыми семенами экзотеста составлена тонкостенными клетками с дуговидно выгнутой наружной стенкой, заполненными флобафенами и покрытыми тонкой кутикулой. В первом, а иногда и в следующих слоях мезотесты дифференцируются крупные клетки с утолщенными, сильнопористыми стенками. Эти клетки не образуют сплошного слоя, они располагаются группами и обусловливают бугорчатость поверхности семени, остальные клетки мезотесты овальные тонкостенные. У видов со светло-желтыми семенами (*A. ligtu*, *A. pulchella*) экзотеста из прямоугольных бесцветных клеток, наружная клеточная стенка которых образует папиллообразные разрастания в тех участках, где в паренхиме мезотесты расположены клетки-гидроциты, вкрапленные обычно по одной среди других клеток. Незначительное количество флобафенов содержится в эндотесте, которая у этих видов хорошо сохраняется и клеточные стенки которой окрашены в желтый цвет. Тегмен сохраняется в виде 1—2 слоев клеток. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный, его клетки со значительным утолщением клеточных стенок, сильнопористых. Запасные вещества (кроме резервной гемицеллюлозы) — жиры и белки.

Род *Doryanthes*. 3 его вида встречаются в Австралии. Изучен *D. palmeri* Hillebr. — Испания (Тенериф), Пуэрто-де-ла-Крус; Монако (всего 3 образца). Семена уплощенные эллипсоидальные, с односторонвим крылом, коричневые.

Спермодерма формируется производными обоих интегументов при преимущественном развитии наружного (рис. 2, *Д*). Экзотеста состоит из прямоугольных мелких, тангентально вытянутых клеток, с утолщенными стенками, заполненных коричневым содержимым. Мезотеста из 6—7 слоев тонкостенных овальных клеток с небольшими межклетниками. Эндотеста из мелких изодиаметрических клеток. Тегмен однослойный, со значительным утолщением периклинальных стенок и красновато-коричневым содержимым. Кутикулы тонкие. Иногда сохраняются бесструктурные остатки нуцеллуса. Клетки эндосперма с незначительным утолщением стенок. Запасные вещества — жиры и белки. Жиры в обилии содержатся и в тканях зародыша.

Обсуждение результатов

Несмотря на то что изучена лишь небольшая часть представителей большого семейства амариллисовых, на этом материале можно составить представление о структуре семени (и частично плода) в этой группе и сравнить эти данные с полученными ранее по другим группам лилейных (Оганезова, 1980, 1981б, 1982, 1984а, б, 1986, 1987а, б). Если ограничиться амариллисовыми в узком смысле (исключая роды *Hemerocallis*, *Ixiolirion*, *Alstroemeria*, *Doryanthes*), то семейство по признакам структуры плода и семени можно охарактеризовать следующим образом. Завязь нижняя, 3-гнездная, обычно с септальными нектарниками, центрально-угловой плацентацией многочисленных семязачатков, трансформирующаяся в плод коробочку, вскрывающуюся локулицидно. От такого типа завязи и плода отклоняется ряд родов. У *Haemanthus* и *Clivia* плод ягодообразный, у последнего без септальных нектарников; у *Crinum* оболочка плода плотно прилегает к поверхности семени, семязачатки с базальной плацентацией, немногочисленные; у *Hymenocallis* сходный с *Crinum* тип плацентации немногочисленных семязачатков. В стенке завязи видов *Crinum* и *Clivia* следы производных околоцветника и собственно карпеллярные проводящие пучки не образуют синтетических пучков и хорошо выделяются.

Зрелое семя амариллисовых сформировано производными обоих интегументов при преобладающем развитии наружного. Экзотеста обычно из небольших клеток с выраженным утолщением стенок, содержащая производные дубильных веществ, главным образом меланин; мезотеста паренхимная, в тегмене сохраняются 1—2 слоя клеток, узких, сжатых. Клетки эндосперма тонкостенные или с незначительным утолщением клеточных стенок. Чаще запасаются жиры и белки.

Но целый ряд родов имеет специфические особенности спермодермы, несколько отклоняющиеся от общей характеристики семенной кожуры для семейства в целом. Более того, можно выделить 3 различных морфолого-анатомических типа семенной кожуры амариллисовых: 1) семена удлиненные, уплощенные или многогранные, черные, иногда с развитым крылом; экзотеста заполнена меланином, иногда выделяется формой клеток субэпидермальный слой (за счет радиального выпячивания центра наружной клеточной стенки), остальные слои тесты из обычных овальных клеток; тегмен из 2 слоев сильно сжатых клеток; эндосперм немногослойный, его клетки тонкостенные; запасные вещества — жиры, белки (*Ungernia*, *Hippeastrum*, *Pancratium*, *Habranthus*, *Zephyranthes*, которые принадлежат к 3 трибам: *Hippeastreae*, *Lycorideae* и *Pancratieae*, по: Dahlgren et al., 1985); 2) семена округлые или слегка вытянутые, от черных до светло-коричневых или светло-желтых, часто с ариллоидом; в экзотесте семенной кожуры накапливаются не только меланин, но и другие производные дубильных веществ, их концентрация может варьировать в семенной кожуре видов одного и того же рода; большая часть слоев многослойного тегмена в зрелом семени сжимается до бесклеточной кутикулоподобной пленки; в тегмене накапливаются дубильные вещества; клетки эндосперма с развитыми утолщениями стенок; иногда сохраняются остатки нуцеллуса (*Leucojum*, *Sternbergia*, *Narcissus*, *Galanthus* из триб *Galantheae* и *Narcisseae*, по: Dahlgren et al., 1985); 3) семена округлые или округло-грушевидные, довольно крупные, часто бесцветные или светло-желтые, светло-коричневые; по анатомической структуре в этом морфологическом типе семян выделяются следующие подтипы: а) спермодерма сформирована производными обоих интегументов, в ней нет дубильных веществ, часть слоев тегмена в зрелом семени может сжиматься, сохраняются остатки нуцеллуса, проводящая система спермодермы составлена 2 пучками, эндосперм из тонкостенных клеток, содержащих зерна крахмала (*Haemanthus*) или же клетки эндосперма более или менее утолщены и лишены содержимого (*Clivia*) — оба рода из трибы *Haemantheae*, по: Dahlgren et al., 1985; б) спермодерма из производных обоих интегументов, теста сформирована из саркотесты, в клетках которой откладывается крахмал, проводящая система спермодермы представлена 3 разветвляющимися пучками (*Hymenocallis*); в) спермодерма сформирована из производных единственного интегумента, ткань тесты по структуре отличается от предыдущего типа плохой сохранностью малослойной мезотесты — ее клетки сильно сжаты (*Amaryllis*); г) семенной кожуры нет, защитная функция выполняется оболочкой плода и чрезвычайно массивным эндоспермом, наружные слои которого подвергаются опробковению (*Crinum*). Роды *Amaryllis* и *Crinum*, согласно Dahlgren et al. (1985), принадлежат трибе *Amaryllideae*, а *Hymenocallis* — трибе *Euchárideae*.

Таким образом, по особенностям структуры семян изученные роды сгруппировались или в отдельные трибы, или в группы близких триб, в понимании Dahlgren et al. (1985). Вероятно, специальное изучение структуры семян амариллисовых может быть использовано при уточнении взаимоотношений родов внутри семейства.

Что же касается родов *Hemerocallis*, *Alstroemeria*, *Ixiolirion*, *Doryanthes*, то определенное сходство с типом семенной кожуры амариллисовых характерно только для представителей родов *Ixiolirion* и *Doryanthes*. *Ixiolirion* по комплексу признаков структуры семени вписывается в выделенные типы семенной кожуры, но комбинация признаков у него специфичная: экзотеста из небольших прямоугольных клеток, заполненных меланином, в тегмене сохраняется 1 слой клеток с утолщенными стенками, эндосперм многослойный, его клетки с развитыми утолщениями стенок, запасные вещества — гемицеллюлоза, жиры, белки, в пограничных с зародышем слоях есть крахмал. Тахтаджян (1987) использует отсутствие крахмала в эндосперме иксиолириона как один из весомых аргументов в пользу его выделения в отдельное семейство. Обнаружение крахмала в эндосперме семени *Ixiolirion*, вероятно, во многом снижает степень существующих отличий между *Ixiolirion*, с одной стороны, и амариллисовыми — с другой. Сходства с *Liliaceae* s. str., как предполагал Buxbaum (1958), нет.

У рода *Doryanthes* своеобразие структуры семенной кожуры заключается прежде всего в формировании чрезвычайно рыхлой ткани мезотесты. Тегмен 1-слойный, со значительным утолщением периклинальных стенок и красновато-коричневым содержимым, вероятно, флобафенами; иногда сохраняются остатки нуцеллуса. Немногослойный эндосперм составлен клетками со слабоутолщенными стенками. Запасные вещества — жиры, белки. На наш взгляд, специфичность описанной структуры семени не настолько значительна, чтобы выделять *Doryanthes* в отдельное семейство, хотя различий больше, чем в случае с *Ixiolirion*. Наличие в спермодерме двух разных производных дубильных веществ сближает *Doryanthes* со спаржевыми и *Hypoxidaceae* (Сравнительная. . ., 1985; Оганезова, 1989). Однако это не может быть препятствием для включения

Doryanthes в состав амариллисовых, так как, судя по структуре семени, для сем. *Amaryllidaceae* характерно некоторое сходство с *Asparagaceae* s. l. (Оганезова, 1981б) и близкими к ним *Dracaenaceae* (Оганезова, 1987б). Это сходство проявляется прежде всего в существовании нескольких морфолого-анатомических типов семян в пределах семейства, а также в активной роли внутреннего интегумента в формировании семени — у спаржевых почти всегда, у амариллисовых иногда в тегмене откладываются дубильные вещества. Таким образом, как и *Ixiolirion*, *Doryanthes* может рассматриваться в составе *Amaryllidaceae*, если нет более весомых морфологических, цитологических и других признаков, противоречащих этому решению.

Что же касается связей *Doryanthes* с *Agavaceae* (Huber, 1969; Takhtajan, 1980), то они весьма неопределенны. *Agavaceae* — гомогенная группа с определенным набором признаков структуры семени. Агавовые имеют не больше сходства с *Doryanthes*, чем асфоделовые или луковые (Оганезова, 1986, 1987а, б). В то же время существование нескольких анатомо-морфологических типов семени внутри *Amaryllidaceae* позволяет рассматривать тип спермодермы *Doryanthes* как вариант семенной кожуры амариллисовых. Морфологическое сходство *Doryanthes* с агавовыми (Hertrich, 1955), скорее всего, — проявление параллелизма.

Комплекс признаков, характеризующий структуру семязачатков (особенности структуры обоих интегументов и нуцеллуса) и зрелого семени (отсутствие тегмена в зрелом семени, эндосперма из тонкостенных клеток, белок в качестве основного запасного вещества), а также признаки структуры завязи видов *Hemerocallis* позволили согласиться с его выделением в отдельное семейство *Hemerocallidaceae*, близкое к асфоделовым (Оганезова, 1987а) и в несколько меньшей степени к амариллисовым.

Спермодерма рода *Alstroemeria* по типу дифференциации тканей тесты (развитие в мезотесте своеобразных клеток с утолщенными стенками и большими порами) не имеет аналогов не только среди амариллисовых, но и среди других изученных лилейных (Оганезова, 1980, 1981б, 1982, 1984а, б, 1986, 1987а, б). Наличие флобафенов при сохранении тегмена и многослойном эндосперме, составленном толстостенными клетками, — признаки общие с колхикоидными лилейными (Оганезова, 1984а, б); этот вопрос нуждается в специальном исследовании.

Интересно проанализировать разнообразие покровов семени амариллисовых. В этой группе мы столкнулись с большим разнообразием, чем даже у спаржевых (Оганезова, 1981б) и драценовых (Оганезова, 1987б). У амариллисовых меняется даже число интегументов вплоть до их полной атрофии в роде *Crinum*. С нашей точки зрения, изменения в числе интегументов семени не являются признаками, определяющими таксономический ранг семейства. Для большинства семейств как однодольных, так и двудольных характерно развитие обоих интегументов. Но есть группы, подобные амариллисовым, у которых в пределах семейства меняется число интегументов; это не считается достаточным основанием для критического пересмотра их таксономического ранга.

Критерием сем. *Amaryllidaceae* по признакам семенной кожуры является участие обоих интегументов в формировании кожуры зрелого семени при преимущественном развитии наружного интегумента с меланинами в тесте (экзотесте) и сокращении (вплоть до полной редукции у отдельных родов) числа слоев тегмена. Вариабельность числа слоев внутреннего интегумента — характерный признак амариллисовых. Роды амариллисовых, отклоняющиеся от этой характеристики (например, *Crinum*), мы считаем экологически узкоспециализированными (вероятно, распространение семян р. *Crinum* водным путем обусловило отсутствие интегументов).

В заключение можно сказать следующее. По данным анатомии семян, к сем. *Amaryllidaceae* в узком смысле, т. е. в понимании Тахтаджяна (1987), относятся также роды *Ixiolirion* и *Doryanthes*. Род *Doryanthes* по структуре семенной кожуры ближе к амариллисовым, чем к агавовым, несмотря на морфологическое сходство с последними.

В отношении родов *Hemerocallis* и *Alstroemeria* мы присоединяемся к мнению Huber (1969), Тахтаджяна (1987), Dahlgren с соавторами (1985) о невозможности их включения в состав амариллисовых. Специфика плода и семени видов рода *Hemerocallis* позволяет рассматривать его как отдельное семейство, близкое к асфоделовым. Род *Alstroemeria* — чрезвычайно обособленный и с группой семейств *Amaryllidaceae*, *Alliaceae*, *Asphodelaceae*, *Agavaceae* не имеет связи. Есть некоторые признаки (наличие флобафенов, структура тегмена, эндосперма), сближающие его с родством семейств *Colchicaceae* и *Liliaceae* s. str., на что обращал внимание и Buxbaum (1951, 1954).

Заметим также, что отдельные признаки сближают амариллисовые с семействами *Asparagaceae* s. l. и *Dracaenaceae*. Прежде всего это некоторая полиморфность признаков структуры семенной кожуры.

Особо следует отметить несомненную близость семейств *Amaryllidaceae*, *Asphodelaceae*, *Hyacinthaceae*, *Alliaceae*, *Agavaceae*, безусловно составляющих единую группу родства.

По аналогии с сем. *Amaryllidaceae* признаки структуры семени, характеризующие группы лилейных — сцилловых (гиацинтовых), мелантиевых, асфоделовых, спаржевых и других (Оганезова, 1980, 1981а, б, 1982, 1984а, б, 1986, 1987а, б), нами квалифицированы как таксономические признаки ранга семейства (Оганезова, 1989).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Семейство *Amaryllidaceae* // Флора Таджикской ССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 2. С. 178—396. — *Комар Г. А.* Семенные придатки некоторых *Liliales* // Тез. VI съезда ВБО. Л.: Наука, 1978а. С. 122. — *Комар Г. А.* Ариллусы и ариллусоподобные образования у некоторых *Liliales* // Бот. журн. 1978б. Т. 63, № 7. С. 937—955. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М., Л.: Изд-во иностр. лит., 1954. 439 с. — *Матвеева Т. С.* Полиплоидные декоративные растения. Однодольные. Л.: Наука, 1980. 300 с. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства *Lilioideae* s. str. // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33, № 5. С. 487—496. — *Оганезова Г. Г.* Анатомо-морфологическое исследование *Ixiolirion tataricum* subsp. *montanum* // Бот. журн. 1981а. Т. 66, № 5. С. 702—713. — *Оганезова Г. Г.* Анатомическая структура плода и семени представителей подсемейства *Asparagoideae* в связи с систематикой// Флора, растительность и растительные ресурсы АрмССР. Ереван: Изд-во Арм. отд-ния ВБО, 1981б. Вып. 8. С. 131—148. — *Оганезова Г. Г.* Об анатомической структуре плода и семени некоторых *Liliaceae* в связи с систематикой семейства *Scilloideae* // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 6. С. 729—742. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей *Melanthioideae* s. str. (*Liliaceae*) в связи с их систематикой и филогенией // Бот. журн. 1984а. Т. 69, № 6. С. 772—781. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Wurmbaeoideae* (*Liliaceae*) в связи с систематикой и филогенией // Бот. журн. 1984б. Т. 69, № 10. С. 1317—1327. — *Оганезова Г. Г.* А. с. № 1253500 на изобретение: «Способ осветления анатомических срезов растений» // Заявка № 3838133. Приоритет — 4 января 1985 г. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Allioideae* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 3. С. 300—310. — *Оганезова Г. Г.* Особенности анатомической структуры плодов и семян некоторых представителей подсемейства *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) в связи с их систематикой и филогенией // Бот. журн. 1987а. Т. 72, № 4. С. 436—447. — *Оганезова Г. Г.* Систематическое положение некоторых спорных для *Asphodeloideae* sensu Engleri (*Liliaceae*) родов по данным анатомической структуры плодов и семян // Бот. журн. 1987б. Т. 72, № 8. С. 1009—1020. — *Оганезова Г. Г.* Сравнительная анатомия семян и система лилейных: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Ереван, 1989. 40 с. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с. — *Савченко М. И.*, *Комар Г. А.* Морфология семяпочек некоторых однодольных // Морфология цветка и репродуктивный процесс у некоторых покрытосеменных растений. М., Л.: Наука, 1965. С. 74—113. — *Солнцева М. П.*, *Ворсобина Л. И.* Гелобиальный тип эндосперма в родах *Zephyranthes* и *Sternbergia* (*Amaryllidaceae*) // Тез. VI съезда ВБО. Л.: Наука, 1978. С. 92. — *Сравнительная* анатомия семян // Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 317. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тах-*

таджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 145 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Baker J. G.* Handbook of the *Amaryllidaceae*. London, 1888. 216 p. — *Buxbaum F.* Die Grundachse von *Alstroemeria* und Einheit ihres morphologischen Typus mit den echten *Liliaceae* // Phytomorphology. 1951. N 1. P. 170—184. — *Buxbaum F.* Morphologie der Blüte und Frucht von *Alstroemeria* und der Anschluß der Alstroemerioideen bei den echten Liliaceen // Österr. Bot. Z. 1954. Bd 101. S. 337—352. — *Buxbaum F.* Der morphologische Typus und systematische Stellung der Gattung *Calochortus* // Beitr. Biol. Pflanz. 1958. Bd 34, Hf 3. S. 405—452. — *Corner E. J.* The seeds of dicotyledons. Cambridge: Univ. Press, 1976. Vol. 1. 311 p. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. Boston: Mifflin Com., 1968. 396 p. — *Dahlgren R., Clifford H. T.* The monocotyledons: a comparative study. London; New York: Academic Press, 1982. 377 p. — *Dahlgren R., Clifford H. T., Yeo P. F.* The families of the Monocotyledons. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1985. 520 p. — *Flint L. H., Moreland C. G.* Notes on the photosynthetic activity in seeds of spider lily // Ann. J. Bot. 1943. Vol. 30. P. 315—317. — *Herbert W.* The *Amaryllidaceae*. London, 1837. 428 p. — *Hertrich W.* Australian counterpart of American *Agave* and *Furcraea* // Cactus a. Succulent J. 1955. Vol. 27, N 4. P. 125—125. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren // Mit. Bot. Staats. München. 1969. Bd 8. S. 219—538. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. London: Macmillan, 1934. Vol. 2. 243 p. *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Oxford: Univ. Press, 1973. 968 p. — *Mabberley D. J.* The plant book. Cambridge etc.: Univ. Press, 1987. 706 p. — *Melchior H.* Reiche Liliflorae // Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin: Nicolasee, 1964. Bd 2, Auf. 12. 666 S. — *Merry J.* Formation of periderm in the endosperm of *Crinum asiaticum* // Paper Mich. Acad. Sci., Arts a. Let. 1937. Vol. 22. P. 159—164. — *Moldenke H. N.* Amaryllid genera and species // Plant life. 1953. Vol. 9, N 1—4. P. 72—80, 153—166. — *Pax F. Amaryllidaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Verlag Engelman, 1889. Bd 11, Abt. 5. S. 97—124. — *Pax F., Hoffmann K. Amaryllidaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Verlag Engelman, 1930. Bd 15, Auf. 2. S. 391—430. — *Schlimbach H.* Beiträge zur Kenntnis der Samenanlangen und Samen der Amaryllidaceen mit Berücksichtigung des Wassergehaltes der Samen // Flora. 1924. Bd 117. S. 41—54. — *Schnarf R.* Verlgleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin: Borntraeger, 1931. 354 S. — *Schniewind-Thies J.* Beiträge zur Kenntnis der Septalnectarien. Jena: Fischer-Verlag, 1897. 88 S. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 3. *Alstroemeriaceae* // Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena. Math.-naturwiss. Reihe. 1978. R. 27. Hf 1. S. 79—85. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 14. Der Umfang der *Amaryllidaceae* // Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena. Math.-naturwiss. Reihe. 1983. R. 32, Hf 6. S. 985—1003. — *Stenar H.* Embryologische Studien. II. Die Embryologie der *Amaryllidaceae*. Diss. Upsala, 1925. 195 S. — *Takhtajan A. L.* Outline of classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46, N 3. P. 226—359. — *Taylor W. R.* Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstroemeria*, *Silphium* and other genera // Amer. J. Bot. 1926. Vol. 13. P. 179—193. — *Tomita K.* Ueber die Entwicklung des nakten Embryos von *Crinum latifolium* L. // Sci. Repts. Tohoku Imp. Univ. 1931. IV. Biol. N 6. P. 163—169. — *Traub H. P.* The tribes and genera of *Agavaceae* // Plant life. 1953. Vol. 9, N 2—4. P. 137—138. — *Traub H. P.* Classification of *Amaryllidaceae* // Plant life. 1957. Vol. 13, N 1. P. 76—83. — *Traub H. P.* Classification of the *Amaryllidaceae* // Plant life. 1962. Vol. 18, N 1 P. 50—54. — *Traub H. P.* The genera of *Amaryllidaceae* // Plant life. 1963. Vol. 19, N 1—4. P. 3—85. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge: Univ. Press, 1966. 1214 p. — *Yakovlev M. S., Zhukova G. Ya.* Chlorophyll in embryos of angiosperm seeds, a review // Bot. Not. 1980. Vol. 133, N 3. P. 323—336.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 14 I 1987.

SUMMARY

Comparative anatomical study of fruits and seeds of some *Amaryllidaceae* confirmed the position of the family with the genera *Ixiolirion* and *Doryanthes* within the *Amaryllidaceae* sensu stricto. The genera *Hemerocallis* and *Alstroemeria* are excluded from the family. The genus *Hemerocallis* is regarded as the separate family, closely related to *Asphodelaceae*. The genus *Alstroemeria* is the mostly isolated one and has no affinity with the group of families *Amaryllidaceae*, *Alliaceae*, *Asphodelaceae* and *Agavaceae*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 : 582.251.62(47+57)
© 1990

З. И. Ветрова, А. Г. Охапкин

ПРЕДСТАВИТЕЛИ *RAPHIDOPHYTA* В ВОДОЕМАХ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

Z. I. VETROVA, A. G. OKHAPKIN. REPRESENTATIVES OF *RAPHIDOPHYTA* IN RESERVOIRS OF THE SOVIET UNION

Изложены результаты анализа литературных данных и материалов собственных исследований, касающихся изучения рафидофитовых водорослей. Показано, что в Советском Союзе эти водоросли изучены крайне слабо, до сих пор зарегистрировано всего 10 видов, относящихся к 6 родам. Известно, что обитают они преимущественно в водоемах замедленного стока с гуминовыми водами, встречаются редко и единично. В июле 1985 г. нами впервые зарегистрировано массовое развитие *Gonyostomum semen* в некоторых реках левобережного Заволжья Горьковской обл., где этот вид выступал в качестве доминанта и кодоминанта в планктонных фитоценозах, достигая высокой численности и биомассы. Результаты наших исследований дополняют имеющиеся незначительные сведения о рафидофитовых водорослях, их экологических особенностях, распространении и ценотической роли в планктоне водотоков.

В настоящее время в мировой флоре известно свыше 20 видов рафидофитовых, относящихся к 12 родам (Bourrelly, 1970; Starmach, 1974). Из них в Советском Союзе зарегистрировано 10 видов из следующих родов: *Vacuolaria* Cienk., *Gonyostomum* Dies., *Merotrichia* Mereschk., *Thaumatomastix* Laut., *Monomastix* Scherf. и *Synoikomonas* Skuja. Первые сведения о рафидофитовых водорослях опубликовал Л. С. Ценковский (1869). Он описал род *Vacuolaria* на основании изучения вида *Vacuolaria virescens*, таксономический статус которого не вызывает сомнений и по сей день. Значительно позже вид *V. virescens* был обнаружен на территории СССР и другими авторами (Строганов, Климова, 1913; Коршиков, 1917, 1928, 1939; Воробьев, Тюшников, 1921; Skuja, 1926; Матвiенко, 1938, 1941; Матвиенко, 1950, 1963; Склярова и др., 1960). Особо следует указать на тщательное изучение вида А. А. Коршиковым, который значительно дополнил имеющиеся сведения об этом интересном организме. В 1915 г. Коршиков обнаружил в начале лета довольно значительное развитие *V. virescens* в болотах и озерках окрестностей Бородинской биологической станции, что позволило ему составить подробное описание вида, наблюдать на живом материале консистенцию протопласта, особенности расположения хлоропластов, описать характер метаболии и реакцию организма на механические воздействия, дать исчерпывающее описание вакуольного аппарата, проследить процесс опорожнения вакуоли и привести иллюстрации клеток в моменты систолы и диастолы вакуоли. Отметим, что в пределах СССР, на территории Украины, зарегистрирован еще один вид из рода *Vacuolaria* — *V. viridis* (Dang.) Senn, который редко встречается в небольших озерах, болотах и прудах Черниговской, Сумской и Закарпатской областей (по наблюдениям одного из авторов).

В 1878 г. К. С. Мережковский описал новые для науки вид и род *Merotrichia bacillata* Mereschk. Длительное время нахождение этого вида не подтверждалось, и только в 1972 г. этот вид был найден нами на Украине в Полесском заповеднике (Житомирская обл.). Второй вид из рода *Merotrichia* описал H. Skuja (1932, 1936) под названием *M. capitata* Skuja из одного озера Латвии. На основании его наблюдений было значительно дополнено описание рода. Второе местонахождение этого вида было зарегистрировано нами в одном из болот Полесского заповедника.

Род *Thaumatomastix* Laut. — монотипный, представлен одним видом — *T. setifera* Laut. На территории Советского Союза его указывал Skuja (1939) в окрестностях Риги. Он дал детальное описание вида, дополнив его новыми данными и тщательно выполненными иллюстрациями. По наблюдениям автора, клетки в определенных условиях могут переходить в амебоидное состояние, при этом сбрасываются жгутики, плазмалемма разбухает и ослизняется, вдоль клетки по краям образуются 5—7 радиально расходящихся псевдоподий, переходящих затем в ризоподии.

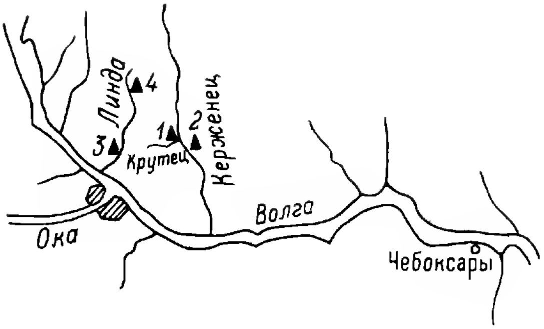
Род *Monomastix* Scherf. в мировой флоре представлен 4 видами: *M. opisthostigma* Scherf., *M. pyrenigera* Skuja, *M. minuta* Skuja и *M. astigmata* Skuja. В систематическую разработку этого рода весомый вклад внес Skuja (1948, 1956, 1964). Он описал 3 новых вида и 3 разновидности, дополнив и расширив объем рода *Monomastix*. В СССР известен один вид — *M. opistostigma* (Коршиков, 1917, 1928; Skuja, 1939). Коршиков (1917) хотя и отнес этот вид к рафидофитовым, но указывал, что его положение в системе неясно. Отметим, что первоначально род *Monomastix* (Scherffel, 1912) был отнесен к зеленым водорослям сем. *Polyblepharidaceae*, затем к сем. *Pedinomonadaceae*, а также его относили и к криптомонадовым (Pascher, 1913). Позже этот род был помещен в отдел *Pyrrophyta* в качестве самостоятельного сем. *Monomastigaceae* (Skuja, 1948; Матвієнко, Литвиненко, 1977). Возможно, род *Monomastix* более широко распространен на территории Советского Союза, но мелкие клетки, хрупкая плазмалемма, отсутствие постоянной формы затрудняют определение видов в фиксированном состоянии: из-за деформации клеток виды этого рода и всех остальных обычно не поддаются идентификации.

Род *Synoikomonas* Skuja включает 2 вида: *S. phaneros* Skuja и *S. asaphis* Skuja (Skuja, 1964), первый из них обнаружен в СССР, нашел его Skuja в планктоне небольших заболоченных водоемов Латвии. Это единственное местонахождение данного вида в нашей стране.

Род *Gonyostomum* Dies. в Советском Союзе представлен 4 видами: *G. semen* (Ehr.) Dies. (Аверинцев, 1899, 1901; Коршиков, 1917; Skuja, 1926; Матвиенко, 1950), *G. depressum* (Laut.) Lemm. (Кабанов, 1928), *G. latum* Iwanoff (Iwanoff, 1899; Иванов, 1900, 1901; Бородин, 1901; Матвієнко, 1938) и *G. ovatum* Fott. Последний вид обнаружен нами в одном из озер Украинских Карпат (Ивано-Франковская обл.) и в пойменном водоеме р. Болотница в Полесском заповеднике Житомирской обл. Это первые находки *G. ovatum* в Советском Союзе. Среди всех известных в СССР рафидофитовых водорослей наиболее распространенным является *G. semen*. Наибольшее число местонахождений приходится на Украину. Этот вид был обнаружен в водоемах Харьковской, Черниговской, Сумской, Киевской, Житомирской и Ворошиловградской областей. Обитает он обычно в водоемах замедленного стока, в небольших реках, эфемерных водоемах, прудах, болотах, озерах, встречается преимущественно редко или единично. Но, как показали наши наблюдения, *G. semen* может развиваться довольно интенсивно, достигать значительной численности и биомассы, выступать в качестве доминанта или кодоминанта в планктонных фитоценозах, как это впервые нами зарегистрировано в некоторых реках левобережного Заволжья Горьковской обл. Поскольку это первые в Советском Союзе данные по продуктивности *G. semen* и его ценотической роли в планктонных фитоценозах, остановимся более подробно на характеристике рек исследуемого региона и на результатах проведенной работы.

Схема района исследований.

1—4 — места отбора проб. Объяснения см. в тексте.



Фитопланктон рек Горьковской обл. изучался в июле—сентябре 1985 г. Вид *G. semen* был обнаружен в 3 реках: Керженец, Крутец и Линда (см. рисунок). Они находятся в пределах заболоченной и покрытой лесом Унженско-Ветлужской равнины с небольшими возвышенностями дюнного характера (Харитонычев, 1974). Керженец и Крутец относятся к группе болотно-лесных рек, характерных для севера Горьковской обл. В их питании большая доля принадлежит почвенным водам и многочисленным мелким ручьям и речкам с подтоком болотистых, гумифицированных вод (Станков, 1951). Р. Линда — сравнительно небольшая, длина ее 122 км, очень извилистая, с крутыми, обрывистыми берегами, медленным течением, песчано-илистым дном (Панфилов, 1974). Исследуемые реки слабо минерализованы, богаты органическим веществом гуминовой природы, их цветность достигает 330° (Шахматова и др., 1978).

Пробы отбирались на 4 станциях: *1* — р. Крутец выше устья 500 м, *2* — р. Керженец, пос. Пионерский Борского р-на, *3* — р. Линда, пос. Рекшино Борского р-на, *4* — р. Линда, дер. Тарасиха Семеновского р-на (см. рисунок и таблицу). Сбор и обработка материала проводились по общепринятым методикам. Подсчет численности видов вели в счетной камере Нажотта, биомассу определяли объемно-весовым методом.

При изучении видового состава фитопланктона массовое развитие *Gonyostomum semen* наблюдалось в указанных выше реках при температуре воды 19.7—21.4 °C. pH 6.62—6.80. Наличие большого числа клеток позволило составить размерные характеристики популяции *G. semen*: длина клеток 35—80 мкм, ширина 18—35.9 мкм, толщина 14.5—27.7 мкм. Длина ядра с супрануклеарным аппаратом 17.9—21.5 мкм, диаметр ядра 8.0—14.6 мкм, диаметр супрануклеарного аппарата 9.8—14.7 мкм, диаметр хлоропластов 2.6—3.2 мкм, длина трихоцист 2.6—4.5 мкм. Интересно отметить, что в фиксированных пробах часто наблюдались хорошо сохранившиеся отдельные ядра с супрануклеарными аппаратами. Жгутики отмечались в отдельных клетках в виде остатков.

Численность *G. semen* в разных водотоках колебалась весьма значительно (от 5 до 770 тыс. кл./л), с максимумом в июле. Так, например, наивысшая численность (770 тыс. кл./л) этого вида наблюдалась в фитопланктоне р. Крутец в июле 1985 г., но уже в августе число клеток уменьшилось до 40—86 тыс. в 1 л. В р. Керженец наибольшая численность (270 тыс. кл./л) тоже зарегистрирована в июле, в конце августа численность снизилась до 12 тыс. кл./л. В пробах, отобранных в р. Линда в августе—сентябре, число клеток *G. semen* составляло всего 5 тыс. кл./л. Что касается биомассы, то величины ее колебались в период наших исследований в довольно широких пределах — от 0.08 до 13.61 г/м^3. Наивысшая величина биомассы была отмечена в р. Крутец 14 VII 1985 г. — 13.61 г/м^3 и Керженец 28 VII 1985 г. — 5.76 г/м^3. Интересно отметить, что в летнем фитопланктоне рек Крутец и Керженец наряду со значительными вегетациями представителей из отделов *Euglenophyta*, *Dinophyta* и *Chlorophyta* вид *G. semen* выступал в качестве доминанта и кодоминанта, а в Линде, где основной аспект планктона составляли диатомовые водоросли, *G. semen* развивался со значительно меньшим обилием, его ценотическая роль была незначительной (см. таблицу).

Видовая структура планктофитоценозов с участием *Gonyostomum semen*

Станция	Дата	Таксоны водорослей
1	14 VII 1985	*Gonyostomum semen* (Ehr.) Dies. (770; 13.6), *Cryptomonas* sp. (84; 0.04), *Trachelomonas oblonga* Lemm. var. *ovalis* (Playf.) Popova f. *punctata* (6; 0.03), *Chrysococcus rufescens* Klebs (28; 0.01)
1	28 VII 1985	*Gonyostomum semen* (268; 3.65), *Stephanodiscus* sp. (242; 0.22), *Chlamydomonas* sp. (38; 0.01), *Cryptomonas* sp. (32; 0.05), *Cryptomonas reflexa* Skuja (12; 0.02), *Trachelomonas intermedia* Dang. (16; 0.04)
1	8 VIII 1985	*Gonyostomum semen* (86; 1.8), *Stephanodiscus* sp. (158; 0.1), *Ankistrodesmus angustus* Bern. (108; 0.01), *Anabaena scheremetievi* Elenk. (72; 0.005), *Trachelomonas volvocina* Ehr. var. *subglobosa* Lemm. (20; 0.01)
1	17 VIII 1985	*Gonyostomum semen* (40; 0.78), *Trachelomonas volvocina* (24; 0.02), *T. volvocina* var. *subglobosa* (16; 0.01), *Glenodinium* sp. (12; 0.05), *Pseudanabaena schmidlei* Jaag. (52; 0.01)
1	26 VIII 1985	*Gonyostomum semen* (74; 1.84), *Trachelomonas volvocina* var. *subglobosa* (50; 0.02), *Anabaena* sp. (40; 0.06), *Lepocinclis ovum* (Ehr.) Lemm. var. *dimidio-minor* Defl. (16; 0.04), *Euglena* sp. (10; 0.03), *Trachelomonas volvocina* (14; 0.01), *T. ornata* (Swir.) Skv. (8; 0.02)
2	14 VII 1985	*Gonyostomum semen* (6; 0.08), *Cryptomonas marssonii* Skuja (22; 0.01), *Cryptomonas* sp. (10; 0.01), *Trachelomonas* sp. (2; 0.01)
2	28 VII 1985	*Gonyostomum semen* (270; 5.76), *Cryptomonas* sp. (36; 0.03), *C. marssonii* (18; 0.007), *Euglena* sp. (12; 0.02), *Cosmarium* sp. (2; 0.15), *Chlamydomonas* sp. (22; 0.007), *Pandorina morum* Bory (32; 0.006)
2	8 VIII 1985	*Gonyostomum semen* (44; 0.82), *Cryptomonas* sp. (60; 0.03), *C. reflexa* (34; 0.03), *Chlamydomonas* sp. (34; 0.02)
2	17 VIII 1985	*Gonyostomum semen* (80; 1.84), *Cryptomonas reflexa* (82; 0.09), *C. marssonii* (44; 0.02), *Chlamydomonas* sp. (38; 0.03)
2	26 VIII 1985	*Gonyostomum semen* (12; 0.32), *Chlamydomonas* sp. (72; 0.03), *Cryptomonas* sp. (66; 0.04), *C. marssonii* (50; 0.03), *C. reflexa* (36; 0.04)
3	11 VIII 1985	*Melosira distans* (Ehr.) Kütz. (2510; 0.59), *Stephanodiscus hantzschii* Grün. (80; 0.24), *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. var. *tenuissima* (Grün.) O. Müll. (130; 0.04), *Chlamydomonas* sp. (50; 0.03), *Cryptomonas* sp. (110; 0.08), *Gonyostomum semen* (5; 0.98)
4	14 IX 1985	*Navicula* sp. (345; 0.52), *Chroomonas nordstedtii* Hansg. (555; 0.03), *Cryptomonas* sp. (200; 0.14), *Nitzschia acicularis* W. Sm. (120; 0.01), *Gonyostomum semen* (5; 0.13)

Примечание. В скобках после названия таксона: численность в тыс. кл./л; биомасса, г/м^3.

Случаи массового развития *G. semen*, как показал анализ литературных данных, весьма редки, они отмечены в гуминовых озерах Финляндии (Manninen, 1987) и Швеции (Cronberg et al., 1988), при этом биомасса составляла около 14 г/м^3 в первом случае и от 1 до 45 г/м^3 — во втором. В гуминовых озерах Швеции массовое размножение *G. semen* происходило при кислой реакции среды. При искусственном повышении pH среды путем добавления в воду карбоната натрия численность *G. semen* резко снижалась при одновременном увеличении числа видов зеленых и золотистых водорослей. В Советском Союзе данных о массовом развитии *G. semen* до последнего времени не было, а в работах, посвященных изучению флористического состава водорослей водотоков бассейна Средней Волги и Оки (Есырева, Юлова, 1972, 1974, 1975, 1981, 1982; Лаврентьева, 1977; Волга. . ., 1978), сведения о рафидофитовых водорослях вообще не приводились. Таким образом, полученные нами результаты изучения рафидофитовых в УССР и РСФСР (Горьковская обл.) расширяют представления о видовом составе, экологических особенностях, распространении и ценотической роли этих водорослей в планктоне водотоков. В целом же в Советском Союзе рафидофитовые исследованы крайне слабо. Исходя из экологических особенностей рафидофитовых можно утверждать, что эти водоросли гораздо шире распространены в нашей стране и отсутствие их во флористических сводках, по-видимому, объясняется невозможностью определения этих организмов в фиксированных альгологических материалах, которыми обычно пользуются альгологи-флористы и альгологи-гидробиологи при изучении водорослей. Поэтому исчерпывающее изучение видового состава рафидофитовых с обязательным использованием живого материала необходимо продолжать, так как наряду с другими хорошо изученными водорослями они представляют значительный интерес в теоретическом и прикладном аспектах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверинцев С. К фаунистике Protozoa Бологовского уезда и его окрестностей // Тр. о-ва естествоиспытателей. 1899. Т. XXX, № 1. С. 238—241. — *Аверинцев С. В.* Материалы к познанию фауны простейших в окрестностях Бологовской Биологической станции // Тр. пресноводной биологической станции С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. 1901. Т. 1. С. 205—238. — *Бородин И. П.* Бологовская пресноводная биологическая станция императорского С.-Петербургского о-ва естествоиспытателей. Очерк возникновения, современного состояния и деятельности ее // Тр. пресновод. биол. станции С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. 1901. Т. 1. С. I—LXIII. — *Волга* и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с. — *Воробьев Н. И., Тюшников И. В.* Материалы к познанию фитопланктона р. Енисея // Тр. Студен. кружка любителей природы при Казан. ун-те. 1921. Вып. 1. С. 49—62. — *Есырева В. И., Юлова Г. А.* Влияние лесосплава ви развитие водорослей р. Керженец // Материалы к изучению флоры и растительности Горьковской обл. Учен. зап. Горьк. ун-та. Сер. биол. 1972. С. 149—155. — *Есырева В. И., Юлова Г. А.* Фитопланктон приустьевой части р. Суры // Флора и растительность Горьковской обл. Учен. зап. Горьк. ун-та. Сер. биол. 1974. С. 3—10. — *Есырева В. И., Юлова Г. А.* Динамика фитопланнтоиа устьевой части р. Кудьмы // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов. Сер. биол. Вып. 4. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1975. С. 52—59. — *Есырева В. И., Юлова Г. А.* Фитопланктон р. Узолы и его изменения за 40 лет // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Горьковского Поволжья. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1981. С. 100—105. — *Есырева В. И., Юлова Г. А.* Альгофлора р. Оки в пределах Горьковской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1982. С. 78—86. — *Иванов Л. А.* О фитопланктоне Глубокого озера Московской губ., Рузского уезда // Работы Гидробиол. станции на Глубоком озере. 1900. Кн. I. С. 23—88. — *Иванов Л. А.* Наблюдения над водной растительностью озерной области // Тр. пресновод. биол. станции С.-Петербург о-ва естествоиспытателей. 1901. Т. 1. С. I—II, 1—152. — *Кабанов Н. М.* Дополнение к списку организмов фитопланктона р. Оки у города Мурома. I // Работы Окской биологической станции. 1928. Т. 2—3. С. 155—159. — *Коршиков А. А.* Материалы к флоре водорослей России. Альгологические исследования, произведенные летом 1915 г. на Бородинской биологической станции // Тр. Бородин. биол. станции. 1917. Т. IX. № 1. С. 219—257. — *Коршиков А. А.* Материалы по гидробиологии Луцинского болота. 4. Некоторые данные о распределении водорослей и жгутиковых в Луцинском болоте // Тр. Звенигород. гидробиол. станции Ин-та эксперим. биол. 1928. С. 404—422. — *Коршиков А. А.* Материалы к познанию водорослей Горьковской области. Фитопланктон р. Оки в августе 1932 г. // Учен. зап. Горьк. ун-та. 1939. Вып. 9. С. 101—127. — *Лаврентьева Г. М.* Фитопланктон водохранилищ Волжского каскада // Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1977. 166 с. — *Матвієнко О. М.* Матеріали до вивчення водорослей УРСР. І. Водорості Клюквеного болота // Тр. Н.-Д. ін-ту ботаніки. 1938. Т. III, № 4. С. 29—78. — *Матвієнко О. М.* Водорості боліт Харківської області // Тр. Н.-Д. ін-ту ботаніки. 1941. Т. IV, № 22. С. 19—40. — *Матвиенко А. М.* Водоросли Моховатого болота из окрестностей Харькова // Тр. НИИ биологии Харьк. ун-та. 1950. Т. 13. С. 159—195. — *Матвиенко А. М.* Альгофлора реки Оскол // Тр. НИИ биологии и биологического ф-та Харьк. ун-та. 1963. Т. 37. С. 45—64. — *Матвієнко О. М., Литвиненко Р. М.* Пірофітові водорості — *Pyrrophyta*. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ: Наук. думка, 1977. Вип. III, ч. 2. 386 с. — *Мережковский К. С.* Этюды над простейшими севера России // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. 1878. Т. VIII, № 2. С. 203—391. — *Панфилов Д. П.* Воды // Природа Горьковской области. Горький: Волго-Вят. кн. изд-во, 1974. С. 126—172. — *Склярова Т. В., Щербакова З. П.. Бортникова Н. И.* Кормовая база рыб в естественных водоемах Воронежской области // Рыбы и рыбное хозяйство Воронежской обл. Воронеж, 1960. Сб. 1-й. С. 67—

147. — *Станков С. С.* Очерки физической географии Горьковской области. 3-е изд. Горький: Обл. изд-во, 1951. 270 с. — *Строганов С. Н., Климова С. Д.* Отчет по химическим и биологическим исследованиям в бассейне р. Пехорки. I. Планктонные исследования в бассейне р. Пехорки // Отчет Комиссии по очистке сточных вод, состоящей при Канализационном отделе Московской Городской Управы. Прил. к отчету Комис. за время с 30 окт. 1910 г. по 1 нояб. 1912 г. 1913. Кн. II, т. IV. С. 112—163. — *Харитонычев А. Т.* Природные зоны и ландшафты // Природа Горьковской области. Горький: Волго-Вят. кн. изд-во, 1974. С. 11—50. — *Ценковский Л. С.* О студенистых водорослях (*Palmellaceae*) и некоторых жгутиковых (*Flagellata*) // Тр. 2-го съезда естествоиспытателей и врачей в Москве в 1869 г. Отд. бот. С. 151—172. — *Шахматова Р. А., Тухсанова Н. Г., Зимин А. Б.* и др. Гидробиологическая характеристика р. Керженец // Наземные и водные экосистемы. 1978. Горький: Изд-во Горьк. ун-та. С. 112—119. — *Bourrelly P.* Raphidophytes // Les algues d'eau douce. Initiation a la Systématique. Paris, 1970. T. III. P. 105—113. — *Cronberg G., Lindmark G., Björk S.* Mass development of the flagellate *Gonyostomum semen* (*Raphidophyta*) in Swedish forest lakes — an effect of acidification? // Hydrobiologia. 1988. N 161. P. 217—236. — *Iwanoff L. A.* Über neue Arten von Algen und Flagellaten (*Stigeoclonium, Vaucheria, Spirogyra, Gonyostomum*), welche an der Biologischen Station zu Bologoje gefunden worden sind // Bull. soc. nat. Moscou. 1899. N 4. 26 p. — *Manninen P. Gonyostomum semen* (Ehr.) Dies. *Raphidophyceae* kannan tiheys ja elinolosuhteet humuspitoisissa lammissa // «Vesi-ja ympäristöhallinnon julkaisuja». 1987. N 14. P. 1—75. — *Pasher A. Chloromonadinae* // Süsswasserfl. Deutschl., Osterreichs, Schweiz. H 2. *Flagellatae*. II. Jena, 1913. S. 175—181. — *Scherffel A.* Zwei neue, trichocystenartige Bildungen führende Flagellaten // Arch. Protistenk. 1912. N 27. S. 94—128. — *Skuja H.* Vorarbeiten zu einiger Algenflora von Lettland. 1 // Acta Horti bot. Univ. Latviensis. 1926. Vol. 1, N 1. S. 33—54. — *Skuja H.* Beitrag zur Algenflora Lettlands. 1 // Acta Horti bot. Univ. Latviensis. 1932. Vol. 7, N 1/3. S. 25—86. — *Skuja H.* Latvijas sporougi // Latvijas zeme daba un lauta. 1936. Vol. 2. P. 52—152. — *Skuja H.* Beitrag zur Algenflora Lettlands. 2 // Acta Horti bot. Univ. Latviensis. 1939. Vol. 11/12. P. 41—169. — *Skuja H.* Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden // Symb. bot. Upsal. 1948. Vol. 9. P. 183—238. — *Skuja H.* Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton Schwedischer Binnengewässer // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 1956. Ser. IV. Vol. 16, N 3. 404 p. — *Skuja H.* Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fijeldgegenden um Abisco in Schwedisch Lappland // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 1964. Ser. 4. Vol. 18, N 3. P. 1—465. — *Starmach K. Cryptophyceae, Dinophyceae, Raphidophyceae* // Flora słodkowodna polski. Warszawa; Kraków, 1974. T. 4. 520 p.

Институт ботаники АН УССР,
Киев,
Научно-исследовательский институт химии
при Горьковском государственном университете,
Горький.

Получено 13 II 1989.

УДК 582.34 : 581.9 (571.1/.5—13)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Л. В. Бардунов

ВОСТОЧНОАЗИАТСКИЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ МХОВ ЮЖНОЙ СИБИРИ

L. V. BARDUNOV. THE EAST-ASIATIC SPECIES IN THE MOSS FLORA OF THE SOUTHERN SIBERIA

Охарактеризованы распространение в Южной Сибири и экология 14 видов неморальных листостебельных мхов, имеющих основное распространение в Восточной Азии. Часть их ограничена Восточным Забайкальем, где проходит западная граница Восточноазиатской флористической области; некоторые виды встречаются и западнее — вплоть до Алтая. Показано, что восточноазиатские виды в пределах Южной Сибири не продвигаются на север дальше 58° с. ш., а в горах в основном приурочены к высотам меньше 1000 м над ур. м.

Во флоре мхов Южной Сибири нередко встречаются виды, имеющие основное распространение в Восточной Азии, в пределах Восточноазиатской флористической области (по А. Л. Тахтаджяну, 1978). Для краткости мы будем именовать их восточноазиатскими видами, хотя правильнее, вероятно, было бы называть их видами восточноазиатской приуроченности. Виды эти неральные. Большинство их довольно обычно в советской части Восточноазиатской флористической области (Приморье, Приамурье, Сахалин, Южные Курилы). Распространение части этих видов в Сибири ограничено Восточным Забайкальем, т. е. не выходит или почти не выходит за пределы Восточноазиатской флористической области, западная граница которой как раз и проходит в юго-восточной части Забайкалья (Тахтаджян, 1978). Другая — бóльшая — часть восточноазиатских видов идет и западнее, в том числе и западнее Байкала, значительно выходя за пределы Восточноазиатской флористической области. В той или иной мере изолированные местонахождения этих видов, преимущественно реликтового характера, разбросаны практически по всей территории Южной Сибири. Некоторые виды идут на запад до Алтая, а *Trachycystis ussuriensis* встречается и западнее Урала.

Распространение и экология видов восточноазиатской приуроченности (и восточноазиатско-североамериканских) в Восточном Забайкалье довольно подробно были рассмотрены в нашей работе (Бардунов, 1966). Распространение восточноазиатских видов в целом в Южной Сибири освещалось в ряде работ (Бардунов, 1961, 1963, 1965, 1968, 1969, 1974; Абрамова, Абрамов, 1967, 1978, 1980; Abramova, Abramov, 1972; Васильев, 1988), но лишь попутно, при рассмотрении систематики или географии отдельных видов, или — чаще — при характеристике моховых флор тех или иных районов Южной Сибири. Попыток обобщить материал не было. Кроме того, в последние годы накоплено много новых данных, касающихся распространения и экологии видов рассматриваемой группы. Поэтому нам представляется полезным подвести некоторые итоги в отношении изучения восточноазиатских видов в Сибири.

Приводим список восточноазиатских видов.

Anacamptodon latidens (Besch.) Broth. (*Fabroniaceae*)

Anomodon minor (Hedw.) Fuernr. subsp. *integerrimus* (Mitt.) Iwats. (*Thuidiaceae*)

Anomodon thraustus C. Muell. (*Thuidiaceae*)

Brotherella yokohamae (Broth.) Broth. (*Sematophyllaceae*)

Bryhnia brachycladula Card. (*Brachytheciaceae*)

Eurohypnum leptothallum (C. Muell.) Ando [*Erythrodontium leptothallum* (M. Muell.) Nog.] (*Hypnaceae*)

Forsstroemia noguchii Stark [*F. trichomitria* auct. non (Hedw.) Lindb.] (*Cryphaeaceae*)

Haplohymenium longinerve (Broth.) Broth. (*Thuidiaceae*)

Helodium paludosum (Aust.) Broth. (*Thuidiaceae*)

Neckera borealis Nog. (*Neckeraceae*)

Plagiomnium acutum (Lindb.) Kop. [*Mnium trichomanes* Mitt.] (*Mniaceae*)

Podperaea krylovii (Podp.) Iwats. et Glime [*Campylium krylovii* (Podp.) Lazar.] (*Amblystegiaceae*)

Ptychomitrium sinense (Mitt.) Jaeg. (*Ptychomitriaceae*)

Trachycystis ussuriensis (Regel et Maack) Kop. [*Mnium immarginatum* Broth.] (*Mniaceae*)

Восточноазиатские неморальные виды составляют 2.5 % от общего числа видов мхов, произрастающих в Южной Сибири, и примерно 25 % от числа неморальных видов этого региона.

Эти виды относятся к 10 семействам. Подавляющее большинство семейств восточноазиатскими видами во флоре мхов Сибири не ограничено и имеет в своем составе или голарктические и циркумполярные виды (бореальные, неморальные или арктоальпийские), или виды европейской приуроченности (главным образом неморальные), или восточноазиатско-североамериканские (тоже в основном неморальные) и т. п. Семейства *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae* и *Mniaceae* входят в десятку крупнейших во флоре мхов всей Сибири.

Лишь два семейства — *Ptychomitriaceae* и *Cryphaeaceae* — в нашей флоре не имеют представителей из других географических групп и представлены только восточноазиатскими видами. Наибольшее число восточноазиатских видов имеет сем. *Thuidiaceae* (4 вида), которое в пределах Советского Союза вообще по преимуществу восточноазиатское. Во флоре мхов Сибири оно обильно представлено и находится на 11-м месте по числу видов. Два вида имеем сем. *Mniaceae*, занимающее 8-е место во флоре мхов Сибири. Остальные семейства имеют у нас по одному восточноазиатскому виду каждое.

Совершенно иную картину мы видим на уровне родов. Из 12 родов, имеющих у нас восточноазиатских представителей, 8 родов представлены в нашей флоре одним видом каждый. Монотипных из этих родов 2: *Podperaea*, недавно возведенный в ранг рода (Iwatsuki, Glime, 1984), и *Eurohypnum*, рассматриваемый нередко в составе рода *Hypnum*. И только 4 рода имеют у нас кроме восточноазиатских представителей и виды из других географических групп (главным образом голарктические виды).

Из 12 родов, имеющих восточноазиатских представителей, преимущественно восточноазиатскими (или восточноазиатско-североамериканскими) являются всего лишь 3 рода. Это *Eurohypnum*, *Forsstroemia* и *Podperaea*. Остальные роды имеют более обширные, большей частью голарктические ареалы.

Все это свидетельствует о не особенно значительной степени изолированности (в систематическом отношении) восточноазиатских видов во флоре мхов Южной Сибири.

Рассмотрим распространение в Южной Сибири восточноазиатских видов мхов и их экологию. Начнем с сем. *Thuidiaceae*, имеющего наибольшее число восточноазиатских видов.

Anomodon minor subsp. *integerrimus* сравнительно нередок по всей территории Южной Сибири. Крайняя западная точка его распространения здесь — западная часть Западного Саяна (р. Она), крайняя северная — Становое нагорье (устье р. Амалык, правого притока р. Витим), чуть севернее 57° с. ш. Максимальная высота, на которой зарегистрирован вид, — 1900 м над ур. м., однако наиболее часто этот вид встречается на высотах меньше 1000 м над ур. м. Произрастает он преимущественно на скалах и скалистых обнажениях, обычно в лесном окружении, на развалах камней и отдельных камнях в лесу, всегда в условиях достаточно хорошего увлажнения и сравнительно высокой затененности, чаще в долинах рек и речек. Эпилит. Не спороносит.

Anomodon thraustus в Сибири достоверно известен лишь из одной точки в Восточном Забайкалье — это р. Шилка в нескольких десятках километров ниже г. Сретенска. Здесь *A. thraustus* произрастает в прибрежных ивово-ольховых зарослях, на основаниях стволов ив. Под названием *Anomodon minor* (P. Beauv.) Fuernr. вид приводился для окрестностей Красноярска (Lindberg, Arnell, 1890) и — с некоторым сомнением — для бассейна р. Чары в Восточном Забайкалье (Бардунов, 1969). Оба эти указания довольно сомнительны и, возможно, относятся к *Anomodon minor* subsp. *integerrimus*.

Haplohymenium longinerve известен из одного пункта в Восточном Забайкалье: окрестности пос. Усть-Горбица на р. Куэнге (притоке р. Шилки). Местообитание — поверхность камней на скалах.

Helodium paludosum встречается изредка в восточной части Забайкалья. Самые западные точки — оз. Арахлей и пос. Улёты, расположенные несколько западнее г. Читы. Самая северная — окрестности пос. Усть-Горбица. Еще более редок он в Западном Забайкалье, где встречается главным образом в южной части. Одно местонахождение имеется на южном побережье Байкала, в окр. пос. Посольск (Абрамова, Абрамов, 1978). Кроме того, имеется еще одно довольно удаленное изолированное местонахождение вида, расположенное западнее Байкала, — на р. Тутура (приток р. Лены) (Abramova, Abramov, 1972). Произрастает *Helodium paludosum* почти исключительно в лиственнично-

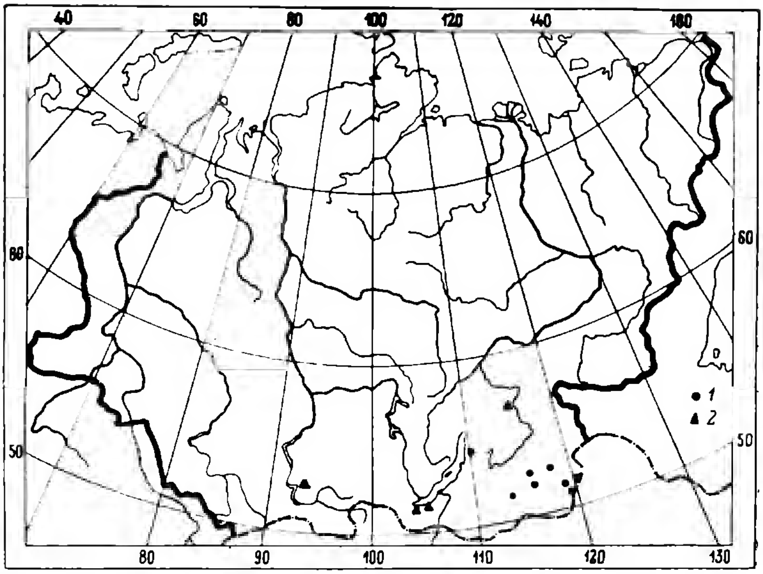


Рис. 1. Распространение *Plagiomnium acuticum* (*1*) и *Neckera borealis* (*2*) в Южной Сибири.

березовых лесах, в лиственничниках и березняках, на гниющей древесине и на участках почвы с богатой подстилкой.

Два восточноазиатских вида имеет, как отмечалось, сем. *Mniaceae*.

Plagiomnium acutum имеет ряд местонахождений в Восточном Забайкалье, причем почти все они расположены восточнее 116° в. д. Лишь два местонахождения расположены западнее этого меридиана, одно из них — в Восточном Забайкалье: окрестности пос. Кука (на р. Ингоде); другое — в Западном: среднее течение р. Большой на северо-восточном побережье оз. Байкал. Западнее Байкала вид неизвестен (рис. 1, *1*). Произрастает он на скалах (гумусированные участки), в приречных зарослях ив и шерстистой ольхи (гниющая древесина) и на илистом субстрате вблизи горячего источника.

Trachycystis ussuriensis сравнительно широко встречается по всей южной половине Сибири, вплоть до Алтая на западе. Самые северные точки, где отмечен вид, находятся несколько севернее 57° с. ш. Это Становое нагорье. Основное местообитание вида — гумусированные участки и расщелины скал и скалистых обнажений средней степени увлажненности и затенения. Сравнительно нередок он также в долинных лесах — на гниющей древесине и на участках почвы с богатой подстилкой. Максимальная высота, на которой отмечен *T. ussuriensis*, — 1650 м над ур. м., но обычно он встречается на высотах менее 1000 м над ур. м.

Остальные виды относятся к семействам, каждое из которых имеет у нас по одному восточноазиатскому виду.

Anacamptodon latidens представлен серией рассеянных и в той или иной степени изолированных друг от друга местонахождений (рис. 2, *1*). Крайняя западная точка — северо-восточный Алтай (восточное побережье Телецкого оз.). Самая северная точка — Становое нагорье (Делюн-Оронский порог на р. Витим) севернее 57° с. ш. Встречается *A. latidens* в лесах различных типов, большей частью в долинах рек. Практически всегда это леса с участием тополя душистого и различных видов берез. Высотные пределы распространения вида примерно от 400 до 1400 м над ур. м., но большинство местонахождений расположено на высотах, не превышающих 900—1000 м над ур. м. Как правило, *A. latidens* произрастает на начинающей гнить древесине

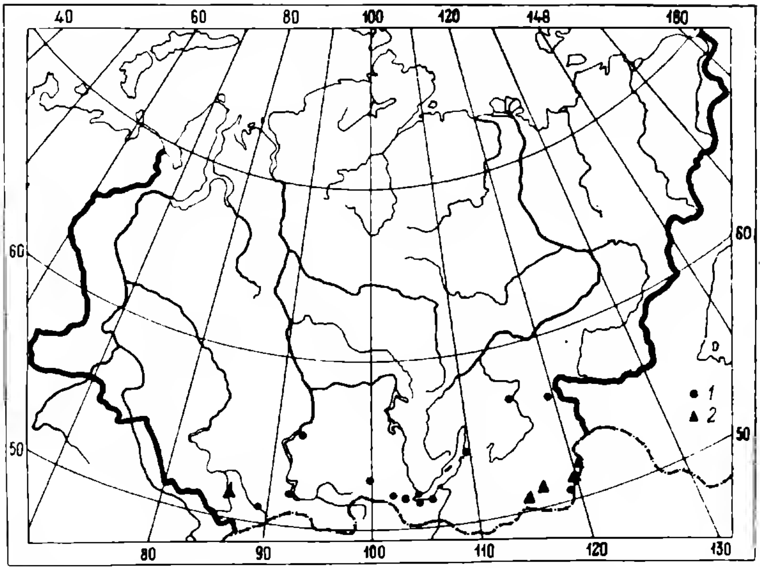


Рис. 2. Распространение *Anacamptodon latidens* (*1*) и *Ptychomitrium* (*2*) в Южной Сибири.

(тополя душистого, берез белой, даурской и каменной) в углублениях-дуплах на месте опавших веток. Иногда он встречается на основаниях стволов тополя душистого. Всегда обильно спороносит.

Brotherella yokohamae имеет всего одно местонахождение в Сибири — Восточное Забайкалье: окрестности пос. Усть-Горбица на р. Куэнге; произрастает на скалах на поверхности камней.

Bryhnia brachycladula также лишь один раз собран в Сибири и тоже в Восточном Забайкалье — на р. Матакан (приток р. Шилки) близ г. Сретенска. Местообитание — ивово-ольховые заросли, гниющая древесина с наносами.

Eurohypnum leptothallum довольно обычен почти по всей территории Забайкалья, но более част и массов в Восточном Забайкалье. Западнее Байкала менее обычен и не имеет здесь сплошного распространения. На этой территории *E. leptothallum* отмечен на западном берегу Байкала, на Западном Саяне и в его предгорьях, а также в предгорьях Северного Алтая. Растет на скалах, скалистых обнажениях и отдельных камнях, нередко довольно сухих и хорошо освещенных, большей частью на поверхности камней. Самая северная точка, на которой обнаружен вид, — Становое нагорье (р. Витим) немного севернее 57° с. ш. Максимальная высота — около 1300 м над ур. м., но обычно вид встречается на высотах не более 500 м над ур. м. Наиболее высоко расположенное местонахождение вида — одновременно и одно из самых южных (хр. Восточный Танну-Ола).

Forsstroemia noguchii имеет в Сибири одно местонахождение — это восточная часть Восточного Саяна (хр. Тункинский). Растет на поверхности крупных известниковых валунов в редкостойном березово-пихтово-лиственничном лесу на высоте около 900 м над ур. м. В литературе этот вид приводился для Сибири под названием *Forsstroemia trichomitria* (Hedw.) Lindb. *Forsstroemia noguchii* выделен в качестве самостоятельного вида L. R. Stark (1987). Сибирский материал отнесен к *F. noguchii* автором этого вида.

Neckera borealis встречен в трех изолированных друг от друга районах (рис. 1, *2*). Это юго-восточное побережье Байкала (низовья рек Утулик и Мишиха; вероятно, встречается и в промежутке между ними), Западный Саян (нижняя часть северного склона хр. Кулумыс) и Становое нагорье (берег оз. Орон). Первые два района отличаются близкими экологическими условиями и характеризуются очень высокой влажностью и преобладанием в растительном покрове кедрово-пихтовых лесов. Это юго-восточное побережье Байкала между низовьями рек Утулик и Мишиха и нижняя часть северного склона хр. Кулумыс (Западный Саян). Третий район, в котором обнаружен *N. borealis*, берез оз. Орон, менее влажен. Местонахождение вида на хр. Кулумыс — самое западное из известных, местонахождение на берегу оз. Орон — самое северное (около 57° с. ш.). Максимальная высота, на которой отмечен *N. borealis*, — 600 м над ур. м. Произрастает этот вид в долинных тополевниках, на стволах и в нижних частях стволов тополя душистого, реже в кедрово-пихтовых лесах, на стволах сухих осин.

Podperaea krylovii — вид довольно редкий. Он встречается в самой восточной части Восточного Забайкалья — по р. Аргунь и немного западнее (идет на запад до 118° в. д.). Растет преимущественно в лесах с участием березы, на гниющ й древесине. Обычно спороносит.

Ptychomitrium sinen e тоже довольно редкий вид (рис. 2, *2*). Он встречается в юго-восточной части Забайкалья (р. Аргунь, р. Онон у с. Нижний Цасучей, Балейский р-н Читинской обл.). Самая западная точка здесь — окрестности с. Нижний Цасучей (115° в. д.). Затем после значительного перерыва этот вид встречается в северо-восточной части Алтая (р. Чемал). Отсюда он был описан как *Ptychomitrium altaicum* Broth. (Brotherus, 1929). Более поздние исследования (Абрамова, Абрамов, 1980) показали, однако, идентичность этих двух видов. Самая северная точка, где встречен *P. sinense* в Сибири, — 51° 30′ с. ш. Максимальная высота, на которой он зарегистрирован, — менее 500 м над ур. м. Произрастает он на сравнительно сухих и хорошо освещенных скалах и каменистых россыпях, в мелких расщелинах или на поверхности камней, а также в зарослях кустарников — на гниющей древесине и на основаниях стволов ив. Преимущественно ксерофит или мезоксерофит. Обычно обильно спороносит.

Приведенные выше краткие обзоры экологии и распространения в Южной Сибири видов мхов восточноазиатской приуроченности показывают наличие некоторых общих черт, в той или иной мере свойственных если не всем видам, то по крайней мере большинству их. В экологии это — избегание значительных высот (лишь *Anomodon minor* subsp. *integerrimus* отмечен — и то только одни раз — на высоте около 1900 м над ур. м.) и приуроченность к высотам меньше 900—1000 м над ур. м. В распространении — заметное тяготение к восточной половине Забайкалья и отсутствие продвижения сколько-нибудь далеко на север (лишь отдельные немногие виды имеют северную границу на 57—58° с. ш., большинство же не идет севернее 55—56° с. ш.).

Обе эти особенности восточноазиатских видов — приуроченно ь их к небольшим гипсометрическим отметкам и отсутствие сколько-нибудь значительного продвижения на север — несомненные свидетельства довольно значительной степени их теплолюбивости.

За пределы Восточного Забайкалья не выходят *Anomodon thraustus*, *Brotherella yokohamae*, *Bryhnia brachycladula*, *Haplohymenium longinerve*. *Podperaea krylovii*. В противоположность им не встречены в Забайкалье и, вероятно, отсутствуют там *Forsstroemia noguchii* и *Neckera borealis*. Местонахождения их связаны с крупными горными системами. Остальные 6 видов — *Anacamptodon latidens*, *Anomodon minor* subsp. *integerrimus*, *Eurohypnum leptothallum*, *Plagiomnium acutum*, *Ptychomitrium sinense* и *Trachycystis ussuriensis*, — будучи более массовыми в Восточном Забайкалье, идут и гораздо западнее его, некоторые вплоть до Алтая. Лишь один вид — *Trachycystis ussuriensis* — на западе выходит за пределы Сибири. После большого перерыва этот вид (самые западные его сибирские местонахождения расположены на Алтае) встречается на Кавказе и в средней полосе восточной половины европейской части СССР (Мельничук, 1970; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970).

Для подавляющего большинства видов сибирские местонахождения их не только самые западные, но и самые северные. Исключение составляют лишь *Podperaea krylovii* и *Trachycystis ussuriensis*, сильно изолированные местонахождения которых известны на Чукотке (Афонина, 1976, 1988).

Для всех видов восточнозабайкальские местонахождения, как отмечалось выше и как указывалось в нашей работе (Бардунов, 1966), представляют собой западную или северо-западную границу сплошного ареала. Это несомненно относится и к тем видам, у которых восточнозабайкальские местонахождения сегодня выглядят заметно изолированными от собственно восточноазиатских и которые не выявлены в Приамурье и в прилегающих районах Китая.

Экологически виды восточноазиатской приуроченности довольно разнообразны. Большинство их — при рассмотрении ареалов в целом — виды лесные, реже скальные (*Eurohypnum leptothallum*).

В наших условиях ведут себя как чисто скальные *Anomodon minor* subsp. *integerrimus*, *Forsstroemia noguchii*, *Brotherella yokohamae*, *Haplohymenium longinerve*. Преимущественно скальными являются *Ptychomitrium sinense*, *Trachycystis ussuriensis*. В полной мере сохраняют свою лесную экологию *Anacamptodon latidens*, *Neckera borealis*, *Podperaea krylovii*, *Anomodon thraustus*. В значительной степени это относится и к *Plagiomnium acutum*.

По сравнению с остальными высшими растениями, имеющими аналогичные или более или менее похожие ареалы, мхи восточноазиатской приуроченности распространены на юге Сибири более широко. Они встречаются более массово и обильно, хотя западные и северные границы видов мхов и сосудистых растений довольно близки. Сравнительно близки также и верхние пределы распространения тех и других в горах.

Как и в случае с мхами, для ряда сосудистых растений Восточное Забайкалье, а подчас лишь его восточная часть, является границей более или менее сплошного ареала. Таковы, например, *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., *Dictamnus dasycarpus* Turcz., *Convallaria keiskei* Miq. Сюда относятся и оба известных в Сибири вида бересклета — *Euonymus maackii* Rupr. и *E. sacrosancta* Koidz. Первый вид встречается только на крайнем востоке Забайкалья (Пешкова, 1972), второй — бересклет священный — имеет реликтовое местонахождение значительно западнее — в восточной части Восточного Саяна (Малышев, 1957; Пешкова, 1968). Многие восточноазиатские виды сосудистых растений встречаются западнее Восточного Забайкалья, в том числе и западного Байкала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. К систематике *Hypnum leptothallum* (C. Muell.) Par. // Нов. сист. низш. раст. 1967. С. 351—363. — *Абрамова А. Л., Абрамов И. И.* О видах семейства *Thuidiaceae* в СССР // Нов. сист. низш. раст. 1978. С. 208—211. — *Абрамова А. Л., Абрамов И. И.* К пониманию *Ptychomitrium altaicum* Broth. // Нов. сист. низш. раст. 1980. С. 174—178. — *Афонина О. М.* Материалы к бриофлоре Чукотского полуострова // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток, 1976. С. 64—107. — *Афонина О. М.* Листостебельные мхи Чукотского полуострова. Магадан, 1988. Ч. 2. 47 с. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала // Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР. Вып. 42. Сер. биол. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 120 с. — *Бардунов Л. В.* Третичные реликты во флоре мхов Прибайкалья // Науч. чтения памяти М. Г. Попова. Пятое чтение. Иркутск: Иркут. кн. изд-во, 1963. С. 48—82. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи Восточного Саяна. М.: Наука, 1965. 160 с. — *Бардунов Л. В.* Восточное Забайкалье в бриогеографическом отношении (восточноазиатские и восточноазиатско-североамериканские виды мхов у западной границы ареала) // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1966. № 1, вып. 2. С. 84—89. — *Бардунов Л. В.* Спорогоны мха *Campylium krylovii* (Podp.) Lazar. // Нов. сист. низш. раст. 1968. С. 306—308. — *Бардунов Л. В.* Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. М.: Наука, 1969. 329 с. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, 1974. 167 с. — *Васильев А. Н.* Редкие виды во флоре мхов заповедников «Столбы» и Саяно-Шушенского // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1988. Вып. 1.

С. 93—95. — *Малышев Л. И.* Находка бересклета священного (*Euonymus sacrosancta* Koidz.) в Средней Сибири // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 8. С. 1253—1254. — *Мельничук В. М.* Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1970. 442 с. — *Пешкова Г. А.* Находка *Onoclea sensibilis* L. и *Euonymus sacrosancta* Koidz. в Даурии // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 1. С. 93—94. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л.: Наука, 1970. 824 с. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Abramova A. L., Abramov I. I.* On the span of the genus *Helodium* (Sull.) Warnst. // J. Hattori Bot. Lab. 1972. N 35. P. 371—381. — *Brotherus V. F. Musci* novi asiatici // Rev. bryol. 1929. T. II, fasc. 1. P. 1—16. — *Iwatsuki Z., Glime J. M. Podperaea*, a new genus of *Hypnaceae* (*Musci*) // J. Hattori Bot. Lab. 1984. N 55. P. 495—500. — *Lindberg S. O., Arnell H. W. Musci* Asiae borealis. II // Kongl. Svenske Vetenskaps Akad. Handl. Stockholm. 1890. Bd 23. N 10. 163 S. — *Stark L. R.* A taxonomic monograph of *Forsstroemia* Lindb. (*Bryopsida*, *Leptodontaceae*) // J. Hattori Bot. Lab. 1987. N 63. P. 133—218.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 18 V 1989.

УДК 582.394 (571.1)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

И. И. Гуреева

ОНТОГЕНЕЗ СПОРОФИТА И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DRYOPTERIS FILIX-MAS* В СЕВЕРНЫХ НИЗКОГОРЬЯХ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

I. I. GUREYEVA. SPOROPHYTE ONTOGENY AND AGE COMPOSITION OF THE *DRYOPTERIS FILIX-MAS* COENOPOPULATIONS IN THE NORTHERN LOW-MOUNTAINS OF THE KUZNETSK ALATAU

Рассмотрен онтогенез спорофита реликтового папоротника *Dryopteris filix-mas*, выделено 9 возрастных состояний, даны их подробные описания. Приведены результаты исследования двух ценопопуляций *D. filix-mas* в пихтаче мелкотравно-папоротниково-зеленомошном и крупнотравном осиннике.

Флора Сибири включает значительное число реликтовых видов различного возраста. Особый интерес представляют наиболее древние неморальные плиоценовые реликты, выявление и изучение которых дает богатый материал для познания истории формирования флоры и растительности Сибири. Основное внимание при изучении реликтов уделялось, как правило, их фитоценотическим и географическим связям (Крылов, 1891; Ильин, 1941; Положий, Крапивкина, 1985, и др.). Большое значение для познания реликтов имеет изучение особенностей биологии отдельных видов, строения их популяций, что позволит судить о степени адаптации этих древних растений к современным условиям, об устойчивости их к внешним воздействиям. В этом плане в Сибири изучались главным образом третичные реликты из цветковых растений (Положий, Крапивкина, 1985; Биология. . ., 1985) и один вид папоротника *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée (Лащинский, Шорина, 1985).

Задача данного исследования заключалась в изучении онтогенеза спорофита и возрастного состава ценопопуляций щитовника мужского *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott — плиоценового неморального реликта.

Исследования проводились в 1983 и 1985 гг. в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау (Кемеровская обл., Тисульский р-н, пос. Новый Берикуль) в двух ассоциациях.

1. Пихтач мелкотравно-папоротниково-зеленомошный 10 П+Б+К, сомкнутость крон 0.6—0.7, высота древостоя 18—20 м, диаметр стволов 10—30 см, расположен на пологом северном склоне. Подлесок разреженный из *Spiraea chamaedryfolia* L. и *Caragana arborescens* Lam. В травостое с общим проективным покрытием 40—50 % доминируют *Oxalis acetosella* L., *Calamagrostis obtusata* Trin. и мелкие папоротники *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. и *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt. Крупные папоротники *Dryopteris filix-mas*, *D. austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell. вместе с *Aconitum septentrionale* Koelle образуют верхний разреженный подъярус травостоя. Покров из зеленых мхов закрывает до 90 % почвы, весь валеж, пни, а также наземные корневища крупных папоротников.

2. Вторичный крупнотравный осинник на месте вырубки пихтового леса 10 Ос, сомкнутость крон 0.5—0.6, высота деревьев 15—20 м, диаметр стволов 15—25 см, возраст 50—60 лет, расположен на пологом восточном склоне. Подлесок разреженный из *Sorbus sibirica* Hedl., *Padus avius* Mill. и *Ribes atropurpureum* C. A. Mey. Травостой высокий (до 2.5 м), с общим проективным покрытием 95—100 %. Основу травостоя составляют *Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Calamagrostis obtusata*, *Crepis sibirica* L. *Dryopteris filix-mas* образует пятно площадью около 100 м^2.

Возрастной состав и плотность ценопопуляции в пихтаче определяли на 4 трансектах, которые закладывали в разных частях ассоциации и разбивали на 10 площадок размером 1 м^2. В осиннике, чтобы не уничтожить всю ценопопуляцию, было заложено 25 площадок в 1 м^2 случайным способом. На каждой площадке все особи выкапывали, определяли возрастное состояние, измеряли длину и ширину вай, подсчитывали число спороносных и неспороносных вай, маркировали. В процессе камеральной обработки подсчитывали количество оснований черешков, составляющих корневище, число боковых побегов, придаточных почек, емкость верхушечной почки.

Возрастные состояния особей определяли исходя из принципов, изложенных в книге «Ценопопуляции растений» (1976), обозначения возрастных состояний приняты по Н. Н. Лащинскому и Н. И. Шориной (1985), периодов онтогенеза — по Г. П. Серой с соавторами (1980). В качестве критериев возрастных состояний использовали такие признаки, как форма, степень рассеченности и количество вай; форма, величина корневища и слагающих его оснований черешков; форма и емкость верхушечной почки; способность к образованию придаточных почек и боковых побегов; соотношение отмершей и живой частей корневища. Для определения условного возраста использовали методику Т. Д. Погореловой и Т. А. Работнова (1978), абсолютного — методику Лащинского и Шориной (1985). При исследовании ценопопуляций в качестве счетной единицы использовали морфологически целостную особь: неотделившиеся боковые побеги учитывали только как разветвления корневища, отделившиеся рассматривали как самостоятельные особи вегетативного происхождения.

Диагнозы возрастных состояний *Dryopteris filix-mas*

D. filix-mas — летнезеленый розеточный папоротник. Корневище многолетнее горизонтальное наземное, восходящее на апикальном конце, представляет собой совокупность утолщенных оснований черешков отмерших вай, которые сохраняются живыми долгое время после отмирания самих вай и выполняют запасающую функцию. Апикальный конец корневища несет одну верхушечную почку, окруженную розеткой вай (рис. 1). Зачатки вай располагаются несколькими кругами от менее зрелых внутри к более зрелым снаружи; всего в верхушечной почке заложено 3—5 генераций вай. Подобное строение верхушечной почки описано у *D. laeta* (Kom.) C. Chr. (Храпко, 1984)

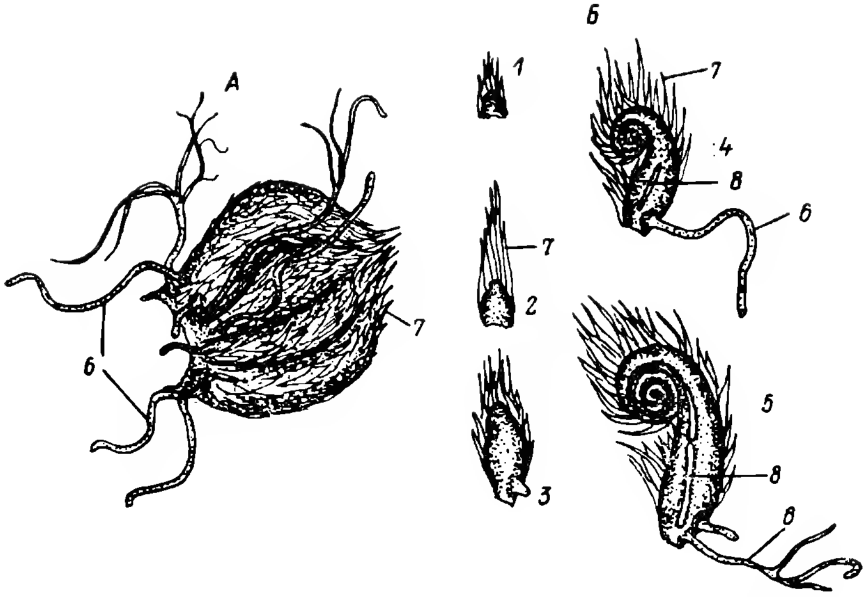


Рис. 1. Строение верхушечной почки *Dryopteris filix-mas*.

А — внешний вид верхушечной почки, *Б* — элементы почки; *1—5* — зачатки вай разной степени зрелости, *6* — придаточные корни, *7* — пленчатые чешуйки, *8* — аэрофоры.

и у *Polystichum braunii* (Лащинский, Шорина, 1985). Непосредственно на апексе располагаются зачатки первой стадии зрелости, имеющие вид бугорков с хохолком из пленчатых чешуек на верхушке. На второй стадии зачатки имеют форму конуса, на верхушке которого в третьей стадии зрелости появляется зачаток пластинки в виде крючка, а у основания — зачаток придаточного корня. В четвертой стадии зачатки дифференцируются на основание черешка, плотно улиткообразно скрученную пластинку вайи и 2—3 довольно длинных неветвистых придаточных корня. На пятой стадии зрелости зачатки увеличиваются в размерах, пластинка вайи приобретает рассеченность, придаточные корни начинают ветвиться. Зачатки вай всех стадий зрелости покрыты буроватыми пленчатыми ланцетными чешуйками, защищающими их от внешних воздействий. На боковых сторонах зачатков при удалении чешуек видны выпуклые беловатые аэрофоры. Рост и ветвление корней продолжается и после отмирания вай: у живых вай корни имеют 1—2 порядка ветвления, некоторые неветвящиеся, тогда как на основаниях черешков отмерших вай все корни имеют 2—3 порядка ветвления. Корневище ветвится, ветвление филлогенное, боковые побеги образуются из почек, возникающих на наружной стороне оснований черешков. В литературе встречаются разные названия этих почек: выводковые почки (Котухов, 1966), почки вегетативного размножения (Науялис, 1984), придаточные почки (Серая и др., 1980). Мы воспользуемся последним названием, поскольку оно отражает способ заложения почек: они закладываются на уже дифференцированной части органа. Придаточные почки папоротников представляют собой бугорок меристематической ткани, защищенный пленчатыми чешуйками. Такие почки можно обнаружить на основаниях черешков отмерших и живых вай и на зрелых зачатках вай. Располагаются они по одной, реже — по две, могут переходить в состояние покоя; каких-либо закономерностей в размещении придаточных почек и развивающихся из них боковых побегов у *Dryopteris filix-mas* не наблюдается.

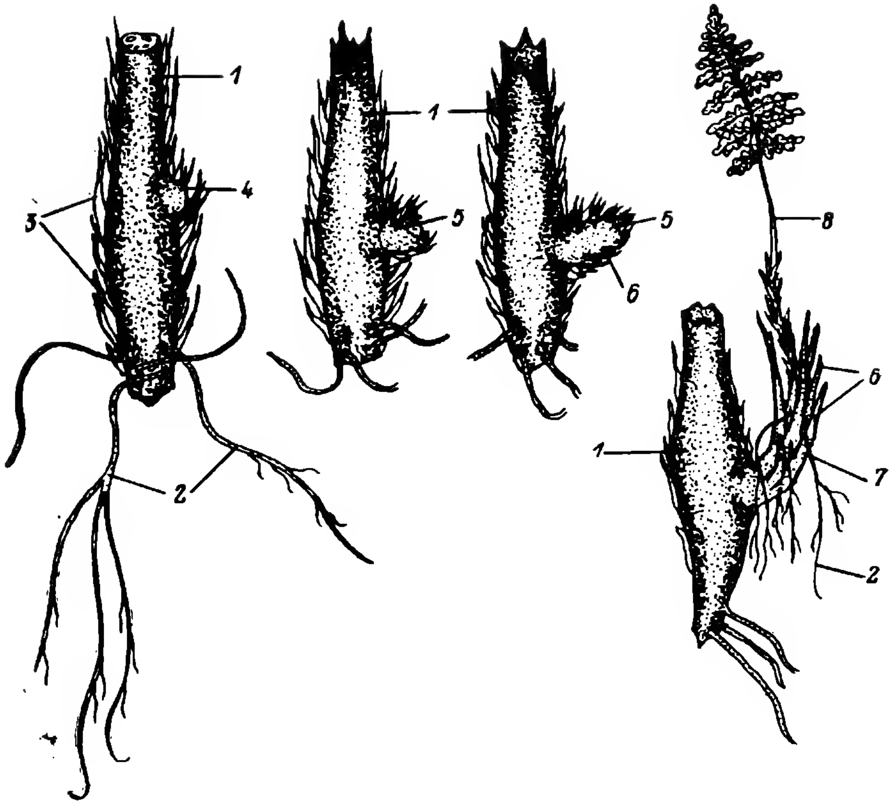


Рис. 2. Развитие бокового побега из придаточной почки.

1 — основание черешка вайи, 2 — придаточный корень, 3 — пленчатые чешуйки, 4 — придаточная почка, 5 — апекс развивающегося бокового побега, 6 — редуцированные вайи, 7 — развитый боковой побег, 8 — первая настоящая вайя бокового побега.

Формирование бокового побега начинается с развития столоновидного отбега (рис. 2), верхушечная меристема которого формирует редуцированные вайи. По прошествии 4 лет (Котухов, 1966) образуются первые ассимилирующие вайи бокового побега, по форме, рассеченности и размерам значительно отличающиеся от вай основного побега. Боковые побеги довольно рано отделяются от основного и переходят на самостоятельное существование. Таким способом осуществляется вегетативное размножение. Дочерние особи значительно омоложены по сравнению с материнской, которая при их отделении существенных морфологических изменений не претерпевает. Поскольку отбеги у *D. filix-mas* не достигают большой длины, дочерние особи располагаются рядом с материнской. Особи вегетативного происхождения отличаются от особей спорового происхождения наличием отбега в базальной части корневища, который сохраняется до репродуктивного периода.

В онтогенезе спорофита *D. filix-mas* можно выделить 3 периода и 9 возрастных состояний.

I. Пререпродуктивный период. Начинается с прорастания зиготы при половом или с развития бокового побега при вегетативном размножении. Особи постепенно приобретают черты, характерные для взрослых спорофитов. Включает 4 возрастных состояния.

1. Проростки (*p*) появляются при прорастании зиготы на гаметофите. Для них характерно смешанное питание за счет собственной ассимилирующей первой вайи и гаметофита, пластинка которого находится у ее осно-

вания. Корневище не сформировано, придаточный корень отходит от основания черешка вайи. Пластинка вайи двулопастная, короче черешка. Это возрастное состояние недолговечно, обычно ограничивается одним вегетационным периодом, поэтому при изучении структуры ценопопуляций нами не учитывалось.

2. Ювенильные спорофиты (*j*). Эта группа особей неоднородна, в нее входят спорофиты в возрасте от 1 до 11 лет.

j_1 — спорофиты спорового происхождения в возрасте от 1 до 6 (в среднем 3) лет с 1—2 вайями 4—7 см дл. и 1—1.5 см шир. Вайи просто перистые с 5—7 перьями, в общем очертании удлиненно-треугольные. Перья городчатые или (нижние) лопастные. Черешок очень тонкий с единичными чешуйками у основания, несколько длиннее пластинки вайи или равный ей. Корневища мелкие, до 1 см дл. и 0.5—0.7 см в диам., состоят из 2—12 оснований черешков. Верхушечная почка из 1—2 мелких, слабо защищенных чешуйками зачатков.

j_2 — спорофиты спорового и вегетативного происхождения в возрасте от 4 до 11 (в среднем 9) лет. Вайи в числе 2—3, 11—13 см дл. и 3—4 см шир., в общем очертании удлиненно-яйцевидные, так как базальные перья короче предыдущих. Перья до 1/2—1/3 надрезаны на зубчатые доли, самые верхние перья зубчатые; иногда нижние перья рассечены до срединной жилки на вторичные доли. Корневище 1.5—3 см дл. и 0.5—1 см в диам.; верхушечная почка состоит из 2—4 зачатков, слабо защищенных чешуйками и основаниями черешков. Как правило, до момента раскручивания вай текущего года сохраняются побуревшие прошлогодние вайи. Пластинка вайи по длине превышает довольно тонкий черешок, несущий редкие светлые овальные чешуйки.

При исследовании ценопопуляций это возрастное состояние рассматривалось в целом, без подразделения на j_1 и j_2.

3. Имматурные спорофиты (*im*) имеют 1—3 мелкие (см. таблицу) продолговато-эллиптические, дважды перистые вайи с заостренной верхушкой. Перышки сидячие, сливающиеся основаниями, зубчатые; пластинка вайи наиболее широка в средней части на уровне 5—6-го пера. Черешки в 2—4 раза короче пластинки, покрыты светло-бурыми одноцветными удлиненно-ланцетовидными чешуйками (более густо у основания). Корневище некрупное, состоит из мелких оснований черешков, располагающихся очень густо. Верхушечная почка компактная, зачатки вай хорошо защищены густо расположенными чешуйками. 17 % исследованных имматурных особей имеют придаточные почки по 1—2 на одном корневище, боковых побегов нет.

Условный возраст в среднем составляет 16 лет при колебаниях от 4 до 35 лет, при этом особи вегетативного происхождения имеют возраст 4—24 года, спорового — 21—35 лет. Абсолютный возраст растений вегетативного происхождения с учетом времени, требующегося для развития отбега, 8—28 лет, спорового — совпадает с условным, так как процессы отмирания на корневище отсутствуют.

4. Виргинильные спорофиты (*v*). Группа включает особи спорового и вегетативного происхождения. Количество вай у особей увеличивается, размеры их колеблются в больших пределах (см. таблицу). Пластинки вай дважды перистые, в общем очертании широколанцетовидные, сужающиеся к обоим концам, наиболее широкие на уровне 6—7-й пары перьев. Перья на черешочках, перышки сидячие, сливающиеся основаниями, зубчатые, с параллельными боковыми краями, на верхушке закругленные. Черешки в 4—6 раз короче пластинок, вместе с рахисом густо покрыты светло-бурыми ланцетными чешуйками, более крупными у основании. Корневище восходящее, довольно крупное (см. таблицу), на базальном конце более тонкое, чем на апикальном, так как основания составляющих его черешков увеличиваются к апикальному концу. Верхушечная почка компактная, хорошо защищена основаниями вай, составляющих розетку; зачатки вай густо покрыты чешуйками. Придаточные

Морфометрические показатели спорофитов *Dryopteris filix-mas* в разных возрастных состояниях

Признаки	Возрастное состояние							
	j	*im*	*v*	*sp*₁	*sp*₂	*sp*₃	*ss*	•
Количество вай	$\frac{1.8\pm0.2}{1-2}$	$\frac{2.1\pm0.2}{1-3}$	$\frac{2.9\pm0.2}{2-5}$	$\frac{3.3\pm0.3}{2-5}$	$\frac{5.6\pm0.2}{4-8}$	$\frac{3.5\pm0.6}{2-6}$	$\frac{2.8\pm0.2}{1-5}$	$\frac{1.6\pm0.2}{1-2}$
Длина вай, см	$\frac{9.0\pm0.9}{4.5-13.0}$	$\frac{26.8\pm1.8}{18.0-44.0}$	$\frac{49.9\pm3.4}{28.0-91.0}$	$\frac{65.4\pm6.4}{32.0-88.0}$	$\frac{89.6\pm17.0}{63.0-138.0}$	$\frac{69.2\pm8.6}{41.0-95.0}$	$\frac{49.5\pm3.6}{27.0-73.0}$	$\frac{25.1\pm2.9}{16.0-35.0}$
Ширина вай, см	$\frac{2.6\pm0.3}{1.7-3.5}$	$\frac{8.4\pm0.5}{6.0-13.0}$	$\frac{16.1\pm1.1}{8.0-28.0}$	$\frac{21.1\pm1.9}{10.0-29.0}$	$\frac{27.4\pm0.7}{21.0-34.0}$	$\frac{21.9\pm1.4}{17.0-27.0}$	$\frac{16.7\pm1.3}{9.0-25.0}$	$\frac{8.1\pm0.9}{5.0-11.0}$
Длина корневища, см	$\frac{1.7\pm0.2}{0.5-3.5}$	$\frac{3.7\pm0.4}{3.0-7.5}$	$\frac{7.6\pm0.7}{5.0-14.0}$	$\frac{11.4\pm0.9}{6.0-15.0}$	$\frac{26.2\pm2.6}{11.0-32.0}$	$\frac{25.2+6.5}{9.0-30.0}$	$\frac{11.8\pm0.97}{8.0-23.0}$	$\frac{15.6\pm4.7}{5.0-30.0}$
Диаметр корневища, см	$\frac{0.5\pm0.05}{0.5-1.0}$	$\frac{1.5\pm0.1}{1.0-2.0}$	$\frac{2.6\pm0.2}{1.5-4.5}$	$\frac{3.9\pm0.3}{2.0-5.0}$	$\frac{6.2\pm0.4}{3.0+9.0}$	$\frac{5.8\pm1.0}{3.0-10.0}$	$\frac{3.6\pm2.3}{2.5-6.0}$	$\frac{2.4\pm0.4}{1.5-4.0}$
Емкость верхушечной почки	$\frac{2.9\pm0.2}{2-4}$	$\frac{6.8\pm0.7}{3-13}$	$\frac{11.9\pm1.0}{6-21}$	$\frac{14.9+2.2}{8-26}$	$\frac{19.5\pm1.4}{14-38}$	$\frac{15.0\pm1.8}{9-21}$	$\frac{9.8\pm1.1}{6-17}$	$\frac{4.7\pm0.7}{2-8}$
Количество остатков черешков	$\frac{10.8\pm1.6}{3-17}$	$\frac{27.0\pm2.3}{12-47}$	$\frac{47.7\pm4.2}{16-86}$	$\frac{78.0\pm10.9}{51-153}$	$\frac{154.6\pm12.8}{51-308}$	$\frac{139.2\pm23.4}{64-220}$	$\frac{78.8\pm5.3}{51-120}$	$\frac{71.0\pm16.5}{36-138}$

Примечание. В числителе — средняя величина с ошибкой, в знаменателе — пределы колебаний признака.

почки обнаружены у 52 % исследованных особей по 2—7 (у отдельных особей до 20) почек на одном корневище. Боковые побеги имеют 22 % особей по 2—3 на одном корневище; они соответствуют возрастным состояниям ювенильного и имматурного спорофитов.

Средний условный возраст особей 18 лет при колебаниях от 7 до 37 лет; при этом особи вегетативного происхождения имеют возраст 7—18 лет, спорового — 18—33 года. Абсолютный возраст виргинильных спорофитов в среднем равен 21 году.

II. Репродуктивный период. Характеризуется способностью спорофитов к спорообразованию и наиболее мощным развитием всех органов. Включает 3 возрастных состояния.

1. Молодые спороносящие спорофиты (sp_1) имеют розетки из 2—5 вай, из которых 1—2 вайи спороносные, 2—3 неспороносные. Вайи, как правило, равновеликие, иногда 1—2 вайи на 4—7 см короче остальных. Это связано с тем, что развертывание их происходит в середине вегетационного периода и они не успевают достичь величины остальных. Вайи достигают бо́льших размеров, чем у виргинильных особей, рассеченность и форма пластинок вай остаются прежними. Энергия спороношения низка: обычно на спороносных вайях сорусы располагаются на перьях в средней и верхней частях вай, иногда лишь на перышках, нахо-

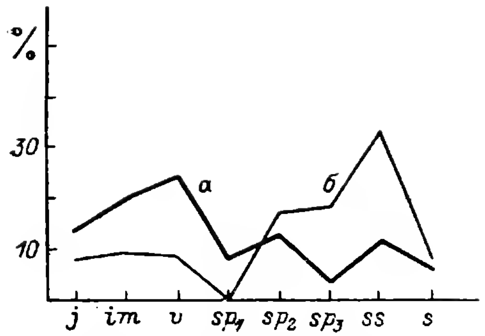


Рис. 3. Возрастной спектр ценопопуляций *Dryopteris filix-mas* в пихтаче мелкотравно-папоротниково-зеленомошном (*а*) и осиннике крупнотравном (*б*).

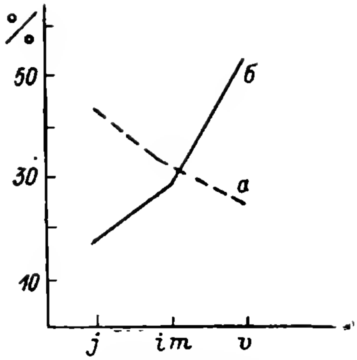


Рис. 4. Соотношение особей спорового (*а*) и вегетативного (*б*) происхождения в ценопопуляции *Dryopteris filix-mas* в пихтаче мелкотравно-папоротниково-зеленомошном.

дящихся ближе к рахису. Корневища восходящие, довольно крупные (см. таблицу), на базальном их конце начинаются процессы отмирания, но процессы новообразования преобладают. Верхушечная почка компактная, зачатки вай густо покрыты чешуйками. Придаточные почки имеются у 55 % особей по 8—19 на одном корневище, часть почек отмирает вместе с несущими их основаниями черешков; боковых побегов от 1 до 6 у 44 % особей.

Средний условный возраст молодых спороносящих спорофитов составляет 30 лет при колебаниях от 16 до 57 лет, средний абсолютный возраст — 33 года.

2. Средневозрастные спороносящие спорофиты (sp_2) — наиболее мощно развитые особи. Имеют правильную розетку из 4—8 вай. Вайи равновеликие или 1—2 меньше остальных. Спороносных вай обычно больше, чем неспороносных, или их поровну. Форма и рассеченность пластинок вай остаются прежними по сравнению с предыдущим возрастным состоянием, размеры увеличиваются (см. таблицу). Длина пластинок вай в 2—3 раза превышает длину черешков. Черешки густо покрыты крупными линейно-ланцетовидными длинно заостренными чешуйками. Корневища мощные (см. таблицу), горизонтальные, восходящие на апикальном конце, обычно располагаются на почве, покрыты лесной подстилкой и моховым покровом. Диаметр корневищ увеличивается от базального к апикальному концу от 1.5—3 см до 7—9 см; на базальном конце полностью отмирает участок, образовавшийся у ювенильных спорофитов. Верхушечная почка компактная, крупная, 5—6 см выс. и до 6 см в диам., содержит до 38 зачатков 4—5 стадий зрелости. Придаточные почки имеются у 90 % особей по 8—27 почек на одном корневище; у отдельных особей количество почек достигает 60—64. Боковые побеги имеются у 62 % особей по 1—18 на одном корневище; они соответствуют по развитию ювенильному или имматурному состояниям, значительно реже — виргинильному или молодому спороносящему.

Средний условный возраст особей составляет 28 лет при колебаниях от 10 до 45 лет, средний абсолютный возраст — 37 лет.

3. Стареющие спороносящие спорофиты (sp_3) характеризуются неустойчивостью признаков. Вайи в розетке меньших размеров и в меньшем количестве (см. таблицу); спороносных вай меньше, чем неспороносных. Рассеченность пластинок вай не изменяется. Корневище крупное, состоит большей частью из опробковевших, но не разрушившихся оснований черешков. На базальном конце полностью отмирает часть корневища, образовавшаяся в имматурном возрастном состоянии. Корневище слегка сужается

к апикальному концу соответственно уменьшению размеров слагающих его оснований черешков. Верхушечная почка компактная, зачатки хорошо защищены чешуйками. Придаточные почки имеются у 83 % особей по 1—6 на одном корневище, большинство из них отмирает. Боковые побеги имеются у единичных особей.

Условный возраст стареющих спороносящих спорофитов в среднем составляет 42 года при колебаниях от 23 до 63 лет, абсолютный возраст — 58 лет.

III. Пострепродуктивный период. Спорофиты утрачивают способность к спорообразованию; у них наблюдается упрощение формы и рассеченности вай, уменьшение подземных органов за счет отмирания. Включает 2 возрастных состояния.

1. Субсенильные особи (*ss*) характеризуются уменьшением количества и размеров органов (см. таблицу). Корневище заметно сужается к апикальному концу, бо́льшая часть его состоит из опробковевших оснований черешков. Верхушечные почки имеют малую емкость, зачатки вай густо покрыты чешуйками. Придаточные почки имеются у 78 % особей по 1—25 на одном корневище; часть из них отмирает при опробковении несущих их оснований черешков. Боковые побеги имеют 12 % особей; некоторые побеги отмирают, не успев образовать настоящих вай.

Средний условный возраст субсенильных спорофитов 32 года при колебаниях от 20 до 63 лет, средний абсолютный — 65 лет.

2. Сенильные спорофиты (*s*) характеризуются несоответствием развития надземных и подземных органов. По количеству, размерам и рассеченности вай они напоминают имматурные особи, в то же время длина корневища может достигать 30 см. На корневище функционирует только самая передняя часть, остальная опробковевает. Полностью разрушается часть корневища, образовавшаяся у средневозрастного спороносящего спорофита. Основания черешков на апикальном конце очень тонкие, в связи с чем корневище резко сужается к переднему концу. Верхушечная почка маленькая, некомпактная, зачатки вай негусто покрыты чешуйками. Придаточные почки имеются у единичных особей, боковых побегов не обнаружено.

Средний условный возраст сенильных спорофитов 47 лет при колебаниях от 23 до 70 лет, средний абсолютный — 84 года.

Возрастной состав ценопопуляций *Dryopteris filix-mas*

Как уже было сказано, исследованы 2 ценопопуляции *D. filix-mas* в коренном (пихтач мелкотравно-папоротниково-зеленомошный) и производном (крупнотравный осинник) ценозах (описания см. выше).

В пихтаче мелкотравно-папоротниково-зеленомошном ценопопуляция, по классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969), молодая, нормальная, полночленная с плотностью 1.4 особи на 1 м^2. Возрастной спектр левостороннего типа (рис. 3, *а*), преобладают особи молодой части спектра, абсолютный максимум приходится на виргинильные спорофиты. Участие спорофитов взрослой части спектра относительно стабильно и колеблется в пределах 7—12 %, за исключением стареющих спороносящих спорофитов (3 %).

Преобладание молодых особей свидетельствует о хорошем возобновлении. Оно происходит как споровым, так и вегетативным путем. В группе особей спорового происхождения преобладают ювенильные спорофиты, количество имматурных и виргинильных особей существенно ниже, что связано с естественной элиминацией ювенильных спорофитов (рис. 4, *а*). Особи спорового происхождения размещаются по площади ценоза неравномерно, образуя группы на замшелом валеже. При этом ювенильные спорофиты располагаются на повышенных местах — замшелых пнях и относительно свежих упавших замшелых стволах деревьев. Имматурные и виргинильные особи располагаются на полностью разложившемся валеже. Среди особей вегетативного происхождения преобладают виргинильные, хотя участие других групп также значительно (рис. 4, *б*). Это связано с тем, что боковые побеги отделяются от основного, соответствуя по уровню развития в основном виргинильным спорофитам, реже — имматурным и ювенильным. Особи вегетативного происхождения располагаются одиночно или небольшими разновозрастными группами близ материнских особей.

В группе ювенильных растений преобладают особи спорового происхождения (62 %), в имматурном возрастном состоянии большинство особей имеет вегетативное происхождение (70 %), а среди виргинильных особей абсолютное преобладание получают вегетативные растения (92 %). Таким образом, до взрослого состояния в ценопопуляции доживает небольшое количество растений спорового происхождения, следовательно, самоподдержание ее происходит главным образом вегетативным путем. Образовавшиеся вегетативным путем особи глубоко омоложены по сравнению с материнскими растениями, поэтому малая выживаемость растений спорового происхождения не приводит к старению ценопопуляции.

Во вторичном крупнотравном осиннике ценопопуляция *D. filix-mas* стареющая нормальная неполночленная с плотностью 0.1 особь на 1 м². Возрастной спектр правосторонний (рис. 3, *б*), преобладают особи старой части спектра от старых спороносящих до сенильных (58 % в сумме), максимум приходится на субсенильные особи. Возобновляется ценопопуляция только вегетативным путем, в момент исследования в ней не обнаружены молодые спороносящие спорофиты. Споровое возобновление затруднено в связи с отсутствием мест, благоприятных для прорастания спор. Слабое возобновление в сочетании с накоплением старых особей в дальнейшем может привести к тому, что ценопопуляция перейдет в регрессивное состояние. Этот процесс может быть связан со сменой пихтового древостоя осиновым; в данном случае переход ценопопуляции из молодой в стареющую занял около 60 лет. Следует заметить, что здесь имела место не промышленная лесоразработка, а рубка для нужд местного населения. Промышленная лесоразработка, вероятнее всего, значительно ускоряет деградацию ценопопуляций, поскольку при этом происходит не только уничтожение древостоя, но и нарушение травяного покрова.

Выводы

1. Жизненный цикл спорофита *Dryopteris filix-mas* длится 60—80 лет, спороношение начинается в возрасте 20—30 лет.

2. Ценопопуляция в коренном ценозе возобновляется как споровым, так и вегетативным путем, при этом основное значение для самоподдержания имеет вегетативное размножение глубоко омоложенными боковыми побегами. Оно начинается у особей в возрасте 20—30 лет, наиболее интенсивно осуществляется у особей в возрасте 30—40 лет. Во вторичном ценозе возобновление осуществляется только вегетативным путем.

3. В коренном ценозе ценопопуляция вида устойчива, спорофиты полностью проходят жизненный цикл от проростков и ювенильных до сенильных особей. При смене древесного яруса в образовавшемся вторичном ценозе в ценопопуляциях *D. filix-mas* постепенно происходят однонаправленные изменения в сторону старения.

4. Специальных мер охраны в исследованном районе этот вид не требует при условии сохранения коренных лесных ценозов, в которых он обитает.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биология растений Сибири, нуждающихся в охране / Под ред. К. А. Соболевской. Новосибирск: Наука, 1985. 144 с. — *Ильин М. М.* Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 1. С. 257—292. — *Котухов Ю. А.* Вегетативное размножение двух видов щитовника // Бюл. Гл. ботан. сада. 1966. Вып. 63. С. 95—100. — *Крылов П. Н.* Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Изв. Император. Том. ун-та. 1891. С. 1—40. — *Лащинский Н. Н., Шорина Н. И.* Онтогенез спорофита и структура ценопопуляций *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée в черневой тайге Салаирского кряжа // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1985. Вып. 2. № 13. С. 35—44. — *Науялис И. И.* Парцеллярные популяции кочедыжника женского и щитовника мужского в лесах Подмосковья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 6. С. 74—85. — *Погорелова Т. Д., Работнов Т. А.* Опыт определения возраста спорофита *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14, вып. 4. С. 601—604. — *Положий А. В., Крапивкина Э. Д.* Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1985. 157 с. — *Серая Г. П., Комов С. В., Мыльников Н. М., Безнадежная Н. Л.* Особенности морфогенеза и возрастные состояния спорофита некоторых видов крупнокорневищных лесных папоротников // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Межвуз. темат. сб. Урал. ун-та. Свердловск, 1980. С. 91—101. — *Уранов А. А., Смирнова О. В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119—134. — *Храпко О. В.* Особенности морфологии и развития подземных органов некоторых папоротников Приморского края // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 6. С. 861—866. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.

Томский государственный университет,
Томск.

Получено 3 V 1989.

УДК 575.3 : 582.57 © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Л. И. Абрамова

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛИПЛОИДНЫХ КУПЕН (*POLYGONATUM, CONVALLARIACEAE*) ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

L. I. ABRAMOVA. CARYOLOGICAL STUDY OF THE POLYPLOID SPECIES OF *POLYGONATUM* (*CONVALLARIACEAE*) FROM THE SOVIET UNION

Виды купен характеризуются числовым и морфологическим разнообразием кариотипов. Использование метода дифференциального окрашивания (BSG) позволило расширить кариоморфологическое описание. Обнаружено, что каждый из исследованных видов — *Polygonatum odoratum*, *P. multiflorum*, *P. polyanthemum* — имеет специфическую исчерченность хромосом, которая сохраняется у авто- и аллополиплоидных образцов.

На примере аллополиплоидных купен показано, что в тех случаях, когда у растения наблюдается доминирование морфологических признаков одного из родителей, что затрудняет его систематическое определение, кариологические методы позволяют установить как сам факт гибридизации, так и родительские виды.

Числовое и морфологическое разнообразие кариотипов, встречающееся у разных видов одного рода, в ряде случаев позволяет обнаруживать в ходе кариологического анализа полиплоидные образцы и иногда выяснять природу найденных полиплоидов (Абрамова, 1970).

Из общего многообразия собранной в Ботаническом институте АН СССР (БИН) коллекции живых растений видов купен были выделены на основании кариологического анализа авто- и аллополиплоидные купены.

Кариотипы исследованных видов купен (*Polygonatum* Mill.) имели, с одной стороны, числовые различия (*P. odoratum*, $2n=20$; *P. polyanthemum* и *P. multiflorum*, $2n=18$), с другой — морфологические (*P. odoratum* — кариотип типа odoratum; *P. polyanthemum* — кариотип типа polyanthemum и *P. multiflorum* — кариотип типа latifolium). Подробные кариоморфологические описания этих видов приведены в опубликованных работах (Suomalainen, 1947; Therman, 1953; Абрамова, 1970, 1971, 1978а).

Изложенные в нашей статье данные позволяют расширить характеристику отдельных видов и их полиплоидных производных благодаря применению метода дифференциального окрашивания BSG (барий, буфер 2×SSC, Гимза).

Материал и методика

Исследованный материал представлен 3 видами и 4 полиплоидными формами (см. таблицу).

Поскольку изучались полиплоиды, возникшие спонтанно, сведения об исходных родительских формах отсутствовали, и, чтобы получить представление об их кариотипе, был проведен кариологический анализ растений из диких популяций возможных родительских видов исходя из внешнего сходства с ними полиплоидных растений. К настоящему времени установлено, что видовые кариотипы *P. multiflorum* и *P. polyanthemum* характеризуются значительной устойчивостью морфологических признаков и ограниченной изменчивостью. Морфологические варианты кариотипов обнаружены только у *P. odoratum* (Абрамова, 1978а).

Исследованные образцы купен

Вид	Местонахождение	Тип кариотипа	2n
P. odoratum **(Mill.) Druce**	**Дальний Восток, окр. г. Владивостока**	**odoratum**	**20**
P. odoratum	**Алтай, окр. сел. Чемал**	**»**	**30**
P. polyanthemum **Dietr.**	**Вост. Закавказье, гора Б. Хочал**	**polyanthemum**	**18**
P. polyanthemum	**Кавказ**	**»**	**27**
P. multiflorum **(L.) All.**	**Калининская обл., окр. г. Торжок**	**latifolium**	**18**
P. odoratum×P. multiflorum	**г. Ленинград, Ботан. сад ЛГУ**		**29**
P. multiflorum×P. odoratum	**Москва, ГБС**		**28**

Метафазные пластинки изучали на давленых препаратах, приготовленных из кончиков корней, взятых с корневищ растущих растений. Материал обрабатывали 0.01 %-ным колхицином, фиксировали в фиксаторе Батталья (5 : 1 : 1 : 1), окрашивали по Фельгену с холодным гидролизом в течение 20 мин. Для получения дифференциального окрашивания материал фиксировали в ледяной уксусной кислоте в течение ночи. Препараты делали с применением сухого льда, обрабатывали в $BaOH_2$ 10 мин при 60 °С и в буфере 2×SSC 60 мин при 60 °С и окрашивали в растворе Гимза по Романовскому в разведении 1 : 40 буфером Соренсона (Абрамова, 1977). Режим окрашивания одинаков для всех образцов.

Описание типов хромосом и их буквенные обозначения приведены в соответствии с изложенными в статье 1971 г. (Абрамова, 1971).

Результаты и обсуждение

Основными отличительными признаками кариотипов исходных видов можно считать основное число хромосом, степень симметрии кариотипа и тип хромосом с вторичными перетяжками (количество этих хромосом у изученных видов одинаково). За симметричный кариотип у купен принят кариотип с преобладанием метацентрических хромосом с медианными и субмедианными центромерами. У всех 3 видов купен наблюдается корреляция степени симметрии кариотипа с определенным типом второй пары хромосом с вторичной перетяжкой, отмеченная для секции *Polygonatum* (Абрамова, 1971).

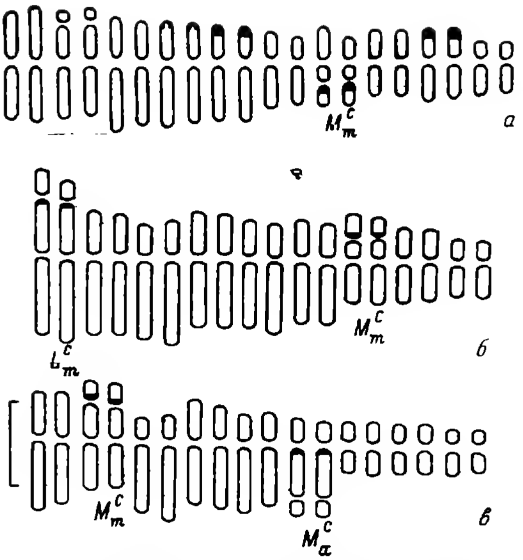


Рис. 1. Кариограммы диплоидных наборов.

а — *P. odoratum* (2n=20), *б* — *P. polyanthemum* (2n=18), *в* — *P. multiflorum* (2n=18). Длина масштабной линейки 10 мкм.

У *P. odoratum* (рис. 1, *а*) основное число (x) равно 10, кариотип — тип odoratum симметричный, не наблюдается резкого перехода между хромосомами разной длины и большая часть хромосом почти равноплечие. Из 2 пар хромосом с вторичными перетяжками первая представлена средними равноплечими хромосомами с вторичными перетяжками, расположенными на дистальных концах коротких плеч, вторая — средними неравноплечими хромосомами с вторичными перетяжками, расположенными почти по середине длинных плеч. Хромоцентры крупные (рис. 2, *а*).

Кариотип *P. odoratum* к настоящему времени исследован нами наиболее подробно, так как в коллекции было собрано 9 географических популяций вида. Обнаружено, что существует общий тип дифференциального окрашивания хромосомного набора вида и в то же время широкая амплитуда вариации типа окрашивания отдельных хромосом. Изменчивость затрагивает ограниченное число морфологических типов хромосом и выражена в наличии или отсутствии блоков у одних и тех же типов хромосом (M_s, M^c_m) и в размерах блоков (Абрамова, 1978б, 1983). Наше описание соответствует типу дифференциального окрашивания, описанному для хромосом *P. odoratum* из Японии (Tanaka, Tanaka, 1977).

Кариотип *P. polyanthemum* — тип polyanthemum ($x=9$) — по морфологии хромосом близок к симметричному, и вторая пара хромосом с вторичными перетяжками того же типа, что у *P. odoratum*, т. е. средняя с вторичной перетяжкой на середине плеча. Различия наблюдаются у первой пары хромосом с вторичной перетяжкой. Здесь они длинные, почти равноплечие, вторичная перетяжка на дистальном конце короткого плеча (рис. 1, *б*).

Характер дифференциального окрашивания хромосом *P. polyanthemum* выявил значительные отличия его кариотипа от кариотипа *P. odoratum*. У хромосом L^c_m, M^c_m *P. polyanthemum* блоки обнаружены только в районе вторичных перетяжек. Интерфазные ядра имели 2—3 мелких хромоцентра (рис. 2, *в*).

В гаплоидный набор *P. multiflorum* — тип latifolium — входят 9 хромосом. Реже встречаются образцы с 2n=20. У кариотипа намечается резкое различие по размерам хромосом набора и наличие среди них большого числа неравно-

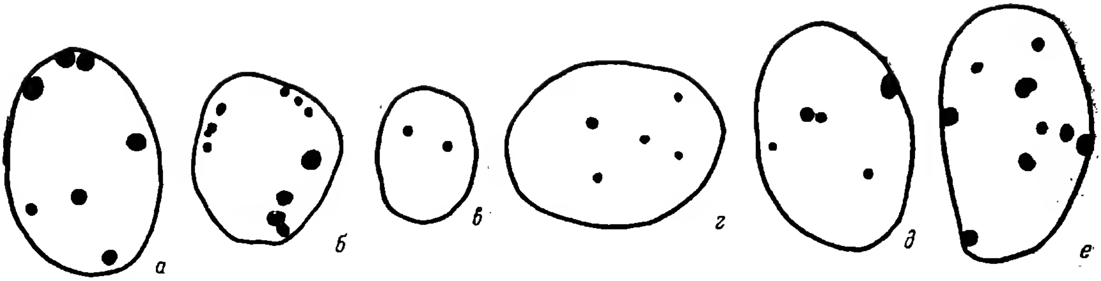


Рис. 2. Интерфазные ядра с хромоцентрами.

а — *P. odoratum* (2n=20), *б* — *P. odoratum* (2n=30), *в* — *P. polyanthemum* (2n=18), *г* — *P. polyanthemum* (2n=27), *д* — *P. multiflorum*×*P. odoratum* (2n=28), *е* — *P. odoratum*×*P. multiflorum* (2n=29).

плечих хромосом. Первая пара хромосом с вторичными перетяжками такая же, как у *P. odoratum*. Вторая пара представлена средними неравноплечими хромосомами с вторичными перетяжками на дистальных концах длинных плеч (рис. 1, *в*).

Хромосомы *P. multiflorum* имеют малое число окрашенных блоков. Для кариотипов растений двух изученных популяций было характерно наличие 2 пар хромосом (M^c_s, M^c_a) с небольшими блоками в районе вторичных перетяжек. В интерфазном ядре наблюдали 2—3 мелких хромоцентра. Тип дифференциального окрашивания хромосом *P. multiflorum* обнаружил сходство с типом окрашивания, описанным у *P. humile* (Tanaka, Tanaka, 1977). Оба вида имеют кариотип типа latifolium, но различаются по числу хромосом в наборе, так как у *P. humile* 2n=20.

Типы дифференциального окрашивания хромосомных наборов *P. multiflorum* и *P. polyanthemum* приведены впервые (рис. 1, *б*, *в*).

Описания кариотипов исходных видов послужили основанием для составления кариотипических характеристик полиплоидных купен.

Кариотип *P. polyanthemum* с 2n=27 хромосомам состоял из 3 наборов хромосом, описанных для типа polyanthemum и на этом основании может считаться автотриплоидом. У него наблюдались 3 длинные хромосомы с небольшими блоками в районе вторичной перетяжки и 3 короткие хромосомы с такими же блоками. Интерфазные ядра имели 4—5 хромоцентров (рис. 2, *г*).

Триплоид *P. odoratum* с 2n=30 (рис. 3, *а*) содержал тройной набор хромосом, характерных для типа odoratum, и тоже мог считаться автотриплоидом. Его кариотип характеризовался 3 средними и 1 более короткой хромосомами с крупными теломерными блоками, 3 хромосомами с блоками средних размеров в районе вторичной перетяжки и 3 хромосомами с теломерными блоками средних размеров. В интерфазе наблюдалось до 4 крупных хромоцентров и несколько мелких (рис. 2, *б*). Отсутствие кратности числа одинаковых типов хромосом с блоками отражает существующую у вида в диплоидном состоянии гетероморфность по блокам.

Триплоид с 2n=29 имел внешнеморфологические признаки, присущие *P. odoratum*, а кариотип состоял из 20 хромосом диплоидного набора типа odoratum и 9 хромосом гаплоидного набора типа latifolium, характерного для *P. multiflorum*, но без типичных для него хромосом с вторичными перетяжками. Этот аллотриплоид имел две пары хромосом с крупными теломерными блоками. Кроме того, в кариотип входили: 1 пара хромосом с блоками средних размеров в районе вторичной перетяжки и 1 хромосома с небольшим интеркалярным блоком (рис. 3, *б*). В интерфазе наблюдалось до 6 крупных и несколько средних хромоцентров (рис. 2, *е*).

По своим внешнеморфологическим признакам образец с 2n=28 соответствовал виду *P. multiflorum*. В кариотипе большая часть хромосом была предста-

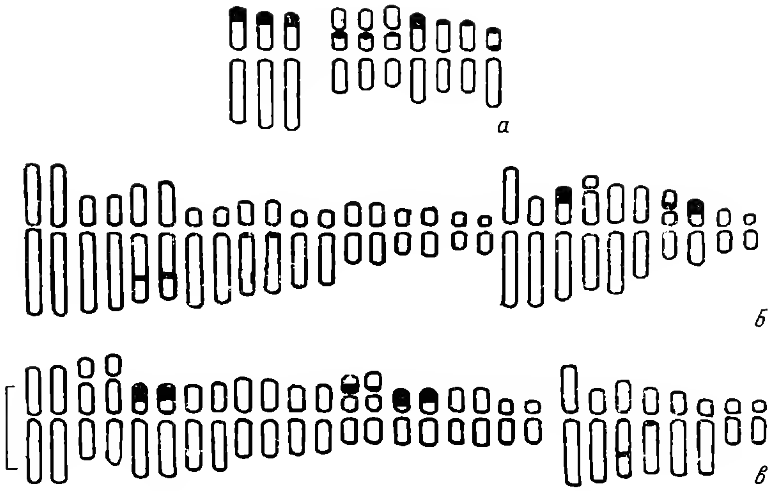


Рис. 3. Кариограммы наборов хромосом.

а — хромосомы с блоками из набора автотриплоида *P. odoratum* (2n=30), б — диплоидный набор аллотриплоида *P. odoratum* × *P. multiflorum* (2n=29), в — диплоидный набор аллотриплоида *P. multiflorum* × *P. odoratum* (2n=28). Длина масштабной линейки 10 мкм.

влена трижды, один тип встречался 2 раза, каждый тип хромосом с вторичными перетяжками по одному разу. Хромосома M^c_m была типична для кариотипа типа odoratum. Тщательный кариотипический анализ показал, что в хромосомный набор входят 18 хромосом, характерных для *P. multiflorum* (тип latifolium), и 10 хромосом, встречаемых у типа odoratum, специфичного для *P. odoratum*. Существенным морфологическим отличием набора из 18 хромосом гибрида от кариотипа диплоидного *P. multiflorum* было отсутствие пар хромосом с вторичными перетяжками (Абрамова, 1970).

Метод дифференциального окрашивания позволил обнаружить в наборе гибрида 1 пару средних хромосом с интеркалярным блоком средних размеров, 2 отличающиеся размерами хромосомы с крупными теломерными блоками и 1 хромосому с блоком среднего размера в районе вторичной перетяжки (рис. 3, *в*). В интерфазе наблюдался 1 крупный хромоцентр и несколько мелких (рис. 2, *д*).

Различия в характере дифференциального окрашивания хромосом разных видов купен на диплоидном уровне нашли свое отражение на полиплоидном уровне. Аналогию этого явления можно наблюдать и в других систематических группах растений.

В нашем материале автотриплоиды имели тройной набор морфологических типов хромосом, присущих гаплоиду. При этом кратное увеличение числа хромосом с блоками и числа хромоцентров в интерфазном ядре можно было наблюдать только у *P. polyanthemum* (2n=27) — вида, у которого не было отмечено гетероморфизма хромосом по блокам в диплоидном состоянии. Сходные результаты известны у триплоидов *Allium caeruleum* (Al-Sheikh Hussain, Elkington, 1978).

Исследование дифференциально окрашенных хромосомных наборов *P. odoratum* обнаружило значительную гетероморфность по блокам как у отдельных хромосом одной пары, так и между образцами разных популяций. У триплоида *P. odoratum* (2n=30) отмечены 3 средние неравноплечие хромосомы с крупными блоками на коротком плече, 1 неравноплечая хромосома меньшего размера, с крупным теломерным блоком на коротком плече, 3 равноплечие хромосомы (M^c_m) с блоком в районе вторичной перетяжки, т. е. отсутствие кратного числа хромосом с блоками (рис. 3, *а*). Подобный тип окрашивания показан на хромосомах диплоидной и тетраплоидной ржи. Гетероморфизм хромосом диплоидных наборов ржи четко выражен через спутничные хромосомы (Щапова, 1977). При сопоставлении характера окрашивания хромосом диплоидной и тетраплоидной ржи было обнаружено, что у тетраплоида только 3 спутничные хромосомы имели тип окрашивания сходный с диплоидным, 1 хромосома утеряла блок на длинном плече (Singh, Röbbelen, 1975).

В состав кариотипов исследованных аллотриплоидов купен входили хромосомы *P. odoratum*, и можно было ожидать значительного разнообразия типа дифференциального окрашивания этих гибридов, учитывая многочисленность вариантов окрашивания, описанных для диплоидных популяций *P. odoratum*. Наборы хромосом *P. odoratum* были представлены в полиплоидных гибридах в разном количестве: в одном случае — гаплоидным числом, в другом — диплоидным. Однако тип окрашивания хромосомных наборов *P. odoratum* в обоих наборах оказался стабильным и соответствовал обобщенному типу окрашивания кариотипа вида, выведенному в результате анализа кариотипов ряда диких популяций (Абрамова, 1978б, 1983). Гетероморфных по блокам пар не было обнаружено. По признакам морфологии хромосом кариотип *P. odoratum* тоже остался стабильным в кариотипе гибридов вне зависимости от уровня его плоидности. Несколько по-другому проявили свои морфологические признаки в гибриде хромосомы *P. multiflorum*. При выраженной амфипластичности вторичных перетяжек у обеих пар хромосом с вторичными перетяжками, полученными гибридом от *P. multiflorum*, блоки отсутствовали только у хромосом типа M^c_m, а у хромосом типа M^c_a блоки обнаружены в том районе, где они наблюдались у диплоидного вида *P. multiflorum* (рис. 1, *в*; 3, *б*, *в*).

Влияние гибридогенной амфипластии на морфологические признаки ядрышкового организатора рассматривалось у гекса- и октоплоидных *Triticale* (Бадаев и др., 1982). В кариотипах тритикале отмечено уменьшение длины ядрышкового организатора и размеров гетерохроматиновых блоков у хромосом ржи и возможное увеличение длины ядрышкового организатора у спутничной хромосомы пшеницы. Преобразования происходили одинаково у обеих форм. У гибридных купен (*P. odoratum*×*P. multiflorum*) мы наблюдали амфипластию только у хромосом *P. multiflorum* с вторичными перетяжками и исчезновение некоторых из их блоков. Изменений морфологии хромосом или числа блоков у хромосом, полученных гибридом от *P. odoratum*, не отмечено. Возможно, оно затронуло только размеры блоков.

Число и размеры хромоцентров как у видов, так и у гибридов отражают общую картину увеличения или уменьшения количества хромосом с блоками гетерохроматина у исследуемого объекта, хотя прямой количественной зависимости не наблюдалось, что отмечено и для других растений (Тихонович, Фадеева, 1976).

На примере полиплоидных купен видно, что в тех случаях, когда доминирование у гибридов морфологических признаков одного из родителей затрудняет определение образца, кариологический метод позволяет установить как сам факт гибридности, так и те виды, которые участвовали в образовании гибрида. Кариологические признаки, помогающие это сделать, могут быть выявлены при изучении морфологии хромосом и типа их дифференциального окрашивания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И. Кариологическая характеристика видов рода *Polygonatum* Mill. // Цитология. 1970. Т. 12, № 10. С. 1334—1338. — *Абрамова Л. И.* Кариосистематический обзор видов *Polygonatum* Mill. Советского Союза // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 4. С. 530—543. — *Абрамова Л. И.* О дифференциальном окрашивании хромосом растений на примере *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1977. Т. 60, вып. 2. С. 124—127. — *Абрамова Л. И.* Кариологический метод в применении к исследованию рода *Polygonatum* Mill. // Бюл. ВИР. 1978а. Вып. 83. С. 21—44. — *Абрамова Л. И.* Кариотипическая неоднородность популяций *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce // Бюл. ВИР. 1978б. Вып. 83. С. 59—65. — *Абрамова Л. И.* Видовые признаки купен, выявляемые дифференциальным окрашиванием хромосом // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1983. С. 7—8. — *Бадаев Н. С.*, *Бадаева Е. Д.*, *Максимов Н. Г.* и др. Изменение хромосом ржи в кариотипе *Triticale* // ДАН СССР. 1982. Т. 267, № 4. С. 953—956. — *Тихонович И. А.*, *Фадеева Т. С.* Изучение гетерохроматина в кариотипах форм генетической коллекции ржи // Генетика. 1976. № 12. С. 5—14. — *Щапова А. И.* Дифференциальная окраска хромосом по Гимза и перспективы использования этого метода в цитогенетике растений // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск: Наука, 1977. С. 213—230. — *Al-Sheikh Hussain L. A.*, *Elkington T. T.* Giemsa C-band karyotypes of diploid and triploid *Allium caeruleum* and their genomic relationship // Cytologia. 1978. Vol. 43, N 2. P. 405—410. — *Singh R. J.*, *Röbbelen G.* Comparison of somatic Giemsa banding pattern in several species of rye // Z. Pflanzenzucht. 1975. Bd 75. S. 270—285. — *Suomalainen E.* On the cytology of the genus *Polygonatum* group *Alternifolia* // Ann. Acad. Sci. Fenn. 1947. Ser. A. Biol. Vol. 13, N 1. P. 1—67. — *Tanaka N. Y.*, *Tanaka N.* Behaviour of the differentially stained kinetochores during the mitotic cycle in some *Polygonatum* species (*Liliaceae*) // Cytologia. 1977. Vol. 42. P. 765—775. — *Therman E.* Chromosomal evolution in the genus *Polygonatum* // Hereditas. 1953. Bd 39, Hf 1—2. S. 277—288.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 14 VI 1989.

УДК 582.572.2

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

И. Г. Левичев

О ВОЗРАСТНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ГИБРИДИЗАЦИИ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *GAGEA* (*LILIACEAE*)

I. G. LEVICHEV. ON AGE VARIATION AND HYBRIDIZATION OF SOME REPRESENTATIVES OF *GAGEA* (*LILIACEAE*)

Изучение на живом материале таксонов из критических групп родства *Gagea ova*, *G. bulbifera*, *G. chomutovae* позволило установить наличие индивидуальной морфологической изменчивости в онтогенезе, определить их таксономические самостоятельность и ранг. Описаны 3 гибрида. Образцы, ранее относившиеся к гибридам между *G. ova* и *G. stipitata*, оказались одной из возрастных стадий *G. ova*. Для *G. ova* установлена смена окраски околоцветника в зависимости от возраста: от молочно-белой до ярко-желтой. Разграничены понятия: поли-, гетеро- и дихроизм.

Род *Gagea* Salisb. в систематическом отношении изучен слабо, и исследователям его было не до выделения гибридов. Существует, однако, единственное исключение — спонтанная гибридизация *G. stipitata* Merkl. и *G. ova* Stapf упоминается в ряде работ (Лапин, 1938; Введенский, 1941, 1963, 1971). Гибридными считались образцы «с промежуточной окраской и размерами цветков» (Лапин, 1938 : 77) «в совместных популяциях этих видов» (Введенский, 1971 : 37).

В процессе ревизии рода *Gagea* удалось убедиться в наличии среди близкородственных таксонов множества образцов, в том или ином количестве сочетающих признаки разных видов, что в большинстве случаев является результатом гибридизации. Исследовали также вышеназванные виды и возможные гибриды между ними.

Гибридизация между *G. stipitata* и *G. ova* не исключается, но образцы, подписанные А. И. Введенским как гибриды, к таковым не относятся, а являются определенным возрастным состоянием *G. ova*. К такому заключению привели наблюдения за конкретными экземплярами *G. ova* из разных точек ареала в процессе длительного культивирования. При этом было установлено, что по мере старения каждой особи окраска околоцветника у нее постепенно изменялась от молочно-белой до ярко-желтой. В каждом последующем вегетационном цикле окраска оказывалась более интенсивной, чем в предыдущем году.

Условия культивирования исключали возможность интрогрессии инородного генетического материала. Каждый образец культивировали в отдельном горшочке, а семена удаляли до растрескивания коробочек. Таким образом, культивируемые растения возобновлялись и размножались только вегетативно: возобновлялись в процессе замещения луковиц (отмирающая материнская ежегодно формирует новую — замещающую луковицу) и клонировались в результате вегетативного размножения.

Для большинства представителей рода характерно сохранение и накопление по мере старения оболочек вокруг луковицы. Их количество позволяет (иногда с точностью до года) установить возраст. Поэтому корреляция окраски с возрастом была проверена также и по количеству оболочек: желтоцветковые растения *G. ova* всегда были старше — имели большее число отмерших оболочек.

Для изучения ранних стадий онтогенеза неоднократно высевали семена *G. ova*. Этот вид (наряду еще с немногими другими) оказался способным вступать в генеративную стадию уже на второй год жизни. Значительность произошедших в филогенезе неотенических преобразований подчеркивается еще и тем фактом, что в первый год функционирует только короткая нитевидная семядоля, а на второй развивается не только первый настоящий лист, но и генеративный побег, обычно с одиночным цветком. На третий—четвертый год количество цветков и разветвленность соцветия значительно увеличиваются, но листочки околоцветника остаются белыми. Пока не удалось определить точного возраста появления желтой окраски венчика — сеянцы в культуре быстро отмирают. Да и вряд ли это будет какой-то определенный возраст, так как индивидуальные отклонения в развитии одновозрастных растений очень существенны. К примеру, зацветание на второй год жизни отнюдь не обязательно для всех экземпляров. Отдельные сеянцы (более слабые) и особи вегетативного происхождения из мелких вегетативных луковичек вступают в генеративную стадию на 5-й год. Так же изменчивы сроки смены окраски (судя по числу оболочек). Да и общая продолжительность жизни сильно колеблется и невелика — не отмечены растения старше 8 лет. Иными словами, далеко не все экземпляры достигают стадии с ярко-желтой окраской.

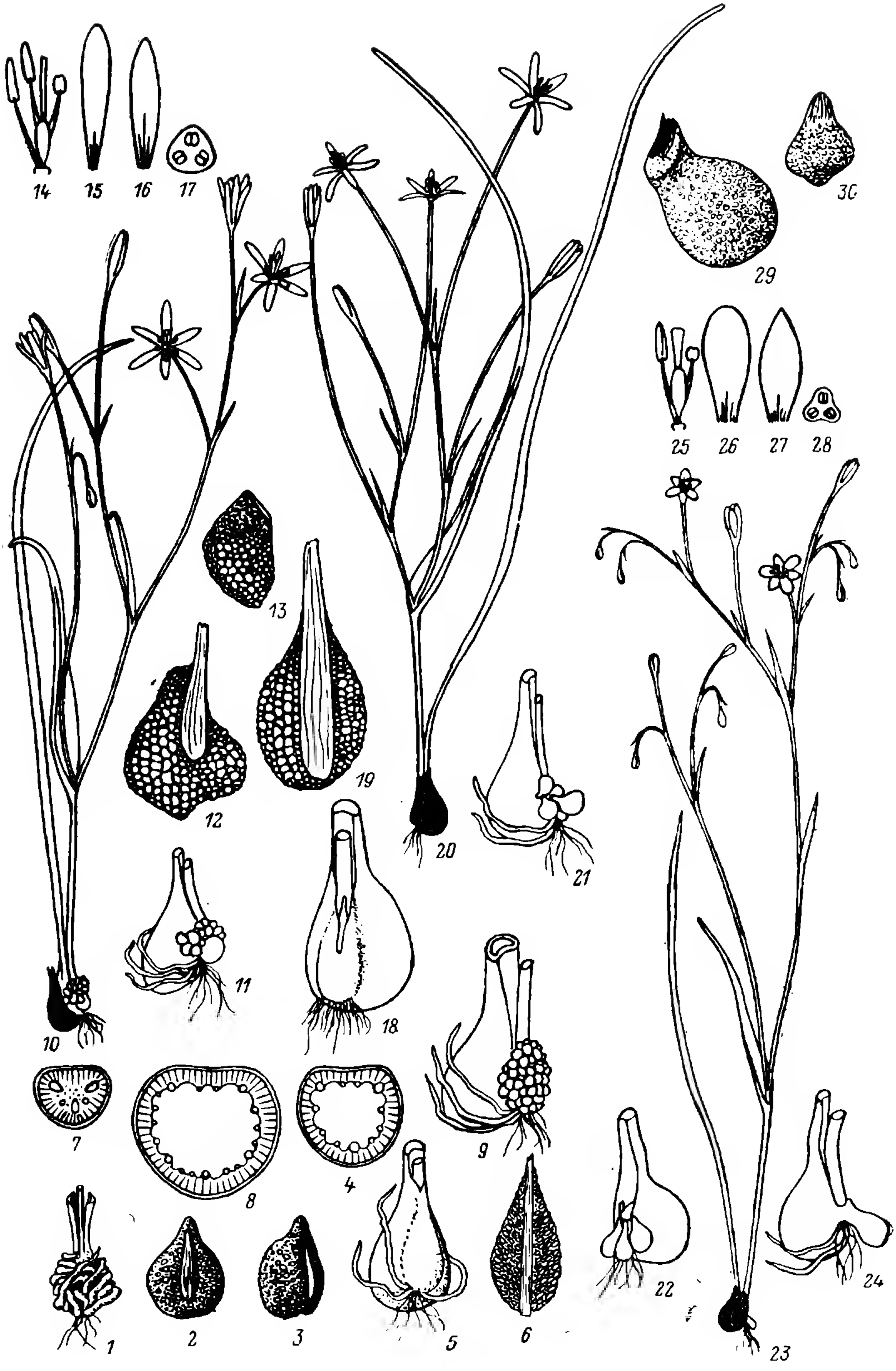
Среди цветковых растений разная окраска околоцветника у форм (сортов) одного и того же вида — полихроизм — явление не столь редкое, особенно у декоративных растений (розы, ирисы, тюльпаны и т. д.). Эти окраски независимо друг от друга (параллельно) передаются в потомстве. Также нередки изменения оттенков и цвета околоцветника в процессе цветения в каждом из годовых циклов: от распускания до завядания (у многих бурачниковых). Известно даже чередование дневных и ночных окрасок у одного из гладиолусов (Фегри, Пейл, 1982).

Описанная смена окраски у *G. ova* в зависимости от возраста (в онтогенезе) — явление, отличное от вышеупомянутых, и сведений о такой изменчивости в литературе не найдено, что, однако, не исключает возможности наличия такого же явления в других родах.[1]

Для обозначения описанного явления необходим соответствующий термин. Изменение окраски околоцветника в онтогенезе не может быть отождествлено с явлением диморфизма и не может получить производное от этого термина наименование, так как под диморфизмом традиционно понимают наличие у одной особи органов двоякой формы или сезонные и экологические формы особей

---

[1] Всегда ли белый венчик (частичный альбинизм), иногда появляющийся у представителей самых разных родов с окрашенными околоцветниками, сохраняется до отмирания особи? Не восстанавливается ли в некоторых случаях обычная окраска околоцветников этих растений с годами?


14
15
16
17
29
30
25
26
27
28
13
12
19
20
21
11
18
10
9
7
8
4
1
2
3
5
6
22
23
24

одного вида в течение годичного цикла. Изменение окраски околоцветника в процессе цветения, т. е. изменчивость в годичном цикле, может быть названа дихроизмом, а чередование дневных и ночных окрасок — суточным дихроизмом. Но для обозначения изменчивости окрасок в онтогенезе (в течение ряда годовых циклов) можно предложить термин гетерохроизм, по аналогии с термином гетероморфизм, обозначающим изменение строения у диплоидных и гаплоидных поколений в онтогенезе низших растений.

Отмеченные А. М. Лапиным (1938) у предполагавшихся гибридов «промежуточные размеры цветков» относятся к явлению диморфизма: с момента раскрытия до увядания цветки *G. ova* увеличивают свои размеры почти в 2 раза, как и многие другие виды этого рода. Но особо ярких примеров диморфизма (кроме отличия прикорневых и стеблевых листьев) у представителей рода нет. Зато гетероморфизм (морфологические изменения в онтогенезе) развит достаточно сильно.

Остановимся на гетероморфизме *G. stipitata* и *G. ova*, что необходимо для разграничения этих видов друг от друга, от их возрастных стадий и действительных гибридов.

Степень ветвистости соцветия и количество цветков (соцветие одно-, несколько-, многоцветковое) с возрастом увеличивается у обоих видов, но значительно резче это выражено у *G. ova*. В первые годы существенно изменяется диаметр прикорневых листьев, увеличиваясь в каждом последующем годовом цикле, более чем в 2 раза возрастает длина прикорневых и нижних стеблевых листьев, превышающих в предсенильном состоянии соцветие (рисунок, *10*, *20*). Особенно существенны изменения в динамике вегетативного размножения, что требует некоторых пояснений.

Для рода в целом характерна следующая динамика вегетативного размножения: 1) увеличение количества луковичек (по сравнению с предыдущим годом) в ювенильном периоде, 2) наличие наиболее многочисленной группы луковичек в имматурный период, 3) сокращение (иногда резкое) количества луковичек в генеративном периоде, 4) отсутствие их в предсенильном состоянии.

Эта схема реализуется у конкретных видов по-разному. Виды, претерпевшие в процессе филогенеза сильную степень неотенизации, сохраняют в генеративный период тип развития, характерный для ювенильной и имматурной стадий. Подвергшиеся слабой степени неотенизации виды даже в свой имматурный период образуют единственную луковичку, а в генеративный вовсе прекращают вегетативное размножение.

G. stipitata — сильно, *G. ova* — очень сильно неотенизированные виды. И потому первая в имматурной и в первые 2—3 года генеративной стадий имеет немногочисленную группу из 3—5 луковичек, в последующие годы — одну, а в предсенильной стадии — ни одной (рисунок, *22—24*, *29—30*). *G. ova* образует группу многочисленных луковичек от ювенильной и в продолжение генеративной стадий, а в предсенильной (при ярко-желтой окраске околоцветника) луковичка одна (рисунок, *10—13*, *18—20*). Эти отличия существенно дополняются особенностями луковичек. Центральное место в группе луковичек занимает

Особенности морфологии рассматриваемых видов рода *Gagea*.

Gagea ×*vaga*: *1* — луковица генеративного экземпляра. *G.* ×*absurda*: *2* — базальная луковичка, вид со стороны прикрепления; *3* — вид сбоку; *4* — поперечный срез прикорневого листа. *G. subtilis*: *5* — луковица генеративного экземпляра; *6* — базальная луковичка, вид со стороны прикрепления; *7* — поперечный срез прикорневого листа. *G. chomutovae*: *8* — поперечный срез прикорневого листа; *9* — луковица генеративного экземпляра. *G. ova* (молодой экземпляр): *10* — общий вид; *11* — луковица генеративного экземпляра; *12* — базальная луковичка; *13* — сестринская луковичка; *14* — тычинки (правый пыльник вскрывшийся) и пестик; листочки околоцветника: *15* — внутренний и *16* — наружный; *17* — поперечный срез завязи. *G. ova* (старовозрастный экземпляр): *18* — луковица с базальной луковичкой; *19* — базальная луковичка, вид со стороны прикрепления; *20* — общий вид. *G.* ×*turanica*: *21* — луковица. *G. stipitata*: *22* — луковица ювенильного экземпляра; *23* — общий вид; *24* — луковица старовозрастного экземпляра; *25* — тычинки и пестик; листочки околоцветника: *26* — внутренний и *27* — наружный; *28* — поперечный срез завязи; *29* — базальная луковичка; *30* — сестринская луковичка.

базальная, она первая появляется в ювенильном и сохраняется в предсенильном возрастах. У *G. stipitata* коричневая базальная луковичка мелкоямчатая, луковичковидная, косо вниз свисающая и потому имеет точечный след от прикрепления к материнской луковице (рисунок, *29*). Подобны ей, но мельче, сестринские луковички группы (рисунок, *30*). У *G. ova* луковички почти черные, крупноямчатые, базальная — полукаплевидная, прижата плоской стороной к материнской луковице, и в месте присоединения на ней остается след в виде светлой вертикальной полоски (рисунок, *12*, *19*). Многочисленные сестринские луковички гранчатые, некоторые тоже имеют вертикальную полоску прикрепления (рисунок, *13*).

Как ясно из вышеизложенного, окраска околоцветника и количество луковичек у предсенильных *G. ova* тождественны молодым и средневозрастным *G. stipitata*, а присутствие еще и промежуточного спектра окрасок околоцветника может наводить на мысль о гибридизации. Кроме того, в гербарии листочки околоцветника буреют, белый и желтый оттенки становятся не отличимы, а габитуальное сходство (в силу близкого родства этих видов) всегда вызывало затруднения при диагностике.

А. И. Введенский (1932) предложил отличать эти виды по цвету и форме листочков околоцветника, скульптуре и числу луковичек. Часть признаков указана правильно. Не зная особенностей вегетативного размножения и изменения окраски околоцветника, Введенский, по-видимому, принял за совместное произрастание обоих видов и гибрида популяции *G. ova*, в которых присутствовали одновременно разновозрастные (белые, желтоватые и желтые) особи.

Присутствие одновременно 3 окрасок не всегда является нормой. Поскольку *G. ova* тяготеет к регулярно нарушаемым местообитаниям (пастбища, залежи, окультуренные и естественно эродированные склоны), развитие популяций протекает «волнообразно» и растения редко доживают до предсенильного возраста. Преобладают популяции с одновозрастными растениями, чаще молодые с молочно-белыми и реже с желтоватыми цветками. Мне не удалось встретить в природе смешанные популяции из *G. ova* и *G. stipitata*. По обширным гербарным сборам это также не удалось подтвердить. Но образцы, признаки которых в той или иной степени уклонялись к другому виду, встречаются среди типичных *G. stipitata* и *G. ova* довольно часто.

В 1986 г. специально была предпринята попытка экспериментального скрещивания этих видов в культуре в условиях Ташкента. Соблюдались меры изоляции от посторонней пыльцы. Все 4 опыленных по варианту *G. ova* ♀×*G. stipitata* ♂ цветка дали коробочки и внешне вполне развитые семена. Семена были высеяны этой же осенью, но всходов не дали (ни в первый, ни в последующие годы). Оплодотворение в противоположном варианте (*G. stipitata* ♀ × *G. ova* ♂) явно не произошло: цветки и завязь быстро засохли, не увеличив своих размеров.

Развитие коробочек и семян в одном из вариантов опыления говорит о принципиальной возможности скрещивания. Косвенно это подтверждается наличием в природе особей с переходными признаками. Однако массовой гибридизации этих видов в природе препятствует, по-видимому, их экологическая специализация.

Оба вида имеют пространственно совпадающие ареалы (ирано-среднеазиатские) и количественно многочисленны внутри них. Однако *G. stipitata* тяготеет к равнинам, а *G. ova* — к предгорьям. При совместном выращивании в культуре (в условиях единой экологической обстановки) оба вида в течение почти 10 лет зацветали в один и тот же день. Иначе обстоит дело в естественных местообитаниях. По личным наблюдениям и по гербарным коллекциям установлено, что в окрестностях одного и того же пункта *G. stipitata* зацветает на месяц раньше. Сказываются различия в местообитаниях и в первую очередь — отличия в почвах и их прогреваемости на разных формах рельефа.

Раз в культуре происходит совпадение сроков цветения обоих видов, то по разным причинам вполне возможно совпадение цветения и в природе. Следовательно, возможна и спонтанная гибридизация, результаты которой мы и наблюдаем в экземплярах, сочетающих признаки родителей. Однако гибридогенного поглощения одного вида другим не происходит. Различия экологических условий равнин и предгорий, разные сроки цветения являются, по-видимому, достаточным препятствием. Во всяком случае, оба вида успешно сосуществуют, имея налагающиеся друг на друга ареалы.

Чрезвычайное сходство габитусов и морфологии многих органов этих видов свидетельствует о происхождении их от общего предка, и, возможно, об обособлении *G. ova* (как более неотенизированной расы) от *G. stipitata* в не столь отдаленное время.

В заключение следует подчеркнуть, что надежными диагностическими признаками (при всех окрасках) у *G. ova* остаются: узость, почти линейность листочков околоцветника, почти черный цвет вегетативных луковичек, их глубокоямчатая скульптура и полукаплевидная форма базальной луковички со следом прикрепления в виде вертикальной светлой полоски (рисунок, *10—13*, *18—20*). У *G. stipitata* ведущими признаками являются: более короткие листочки околоцветника, мелкоточечная ямчатость луковичек, немногочисленных в имматурной стадии и в первые годы генеративной, и вытянуто-округлая, вниз направленная базальная луковичка в генеративной стадии, с точечным местом прикрепления (рисунок, *22—24*, *29*, *30*).

Экземпляры, сочетающие в той или иной степени эти признаки, следует отнести к гибридным.

Gagea × turanica Levichev hybr. nov.

Habitu *G. ovam* Stapf et *G. stipitatam* Merkl. similis est; perianthii phylla flava, anguste lanceolata. Bulbilli in grege pauci, subglobosi, minute punctati vel haud profunde foveolati (рисунок, *21*).

Typus: jugum Nuratinicum, montes Aktau, in viciniis pagi Dechi-Baland, declivia subtiliter argillosa. 18 IV 1964, N 12. V. P. Botschantzev, A. L. Takhtajan (LE).

Габитуально схож с *G. ova* Stapf и *G. stipitata* Merkl. Листочки околоцветника желтые, узколанцетные. Луковички в немногочисленной группе, округлые, мелкоточечные и неглубокоямчатые (рисунок, *21*).

Тип: Нуратинский хр., горы Актау, окр. пос. Дехи-Баланд, мелкоземистые склоны. 18 IV 1964, № 12. В. П. Бочанцев, А. Л. Тахтаджян (LE).

Привлечение сведений о возрастной изменчивости понадобилось и для разбора интересной ситуации, сложившейся среди ряда таксонов из группы родства *G. bulbifera* (Pall.) Salisb.

G. bulbifera распространена по степям и полупустыням от Причерноморья до Монголии. Ее ведущим диагностическим признаком является наличие вегетативных луковичек в пазухах стеблевых листьев. Не менее важно отметить наличие наряду с мягкими вниз направленными питающими корнями плотной оплетки вокруг луковицы из утолщенных склерифицированных корней (рисунок, *1*), а также однотипности прикорневых и стеблевых листьев: узколинейных и угловатых в сечении.

Вдоль южной границы обширного, ориентированного в широтном направлении ареала *G. bulbifera* выделяют ряд самостоятельных, чрезвычайно близких этому виду таксонов.

Из китайской части Тянь-Шаня описан низкорослый, имеющий лишь 1—2 луковички на стебле, *G. stepposa* L. Z. Shue (Shue, 1980).

Из окрестностей Кульджи (северо-западный Китай), Алма-Аты и Самарканда указана разновидность, не имеющая на стебле луковичек, — *G. bulbifera* var. *nuda* Regel (Regel, 1880).

В лесном поясе гор Киргизского хр. (Тянь-Шань) недавно выделен стройный, очень вытянутый, без луковичек на стебле, но с компактной группой луковичек в прикорневой части и имеющий только мягкие питающие корни *G. rufidula* Levichev (Левичев, 1982), а в предгорьях — описываемый ниже гибрид *G.*×*vaga* Levichev.

Из предгорий Западного Тянь-Шаня известен *G. calantha* Levichev (Левичев, 1982) — низко- и среднерослое растение без луковичек на стебле, с одиночной базальной луковичкой, без или с единичными рыхло расположенными утолщенными корнями.

Несколько более обособлен кавказский *G. chlorantha* (Bieb.) Schult. et Schult. fil., также не имеющий луковичек на стебле, с рыхлой оплеткой из утолщенных корней, а главное — с разнотипными стеблевыми и прикорневыми листьями: первые — без, а последние — с тремя ребрышками по нижней стороне, отчего стеблевые — желобчато-полукруглые, а прикорневые — желобчато-пятигранной формы в сечении.

Названная группа таксонов географически и экологически дифференцирована, но морфологически весьма однородна. Без привлечения данных о динамике вегетативного размножения разграничить ее составляющие очень трудно.

Общая закономерность вегетативного размножения в этой группе родства на разных этапах онтогенеза состоит в следующем.

В ювенильной стадии при материнской луковице ежегодно развивается единственная базальная луковичка. В имматурной стадии базальная луковичка сохраняется у всех видов, но у *G. calantha* и *G. chlorantha* она одна, у *G. rufidula* к ней прибавляется группа сестринских и формируется компактная группа луковичек, а у *G. bulbifera* дополнительные луковички располагаются в пазухах стеблевых листьев на более или менее развитом, но стерильном побеге. В генеративной стадии в первые 1—3 года базальная луковичка формируется у всех названных видов, а в последующие — только у *G. bulbifera*. У нее же в генеративном периоде присутствуют стеблевые луковички, причем в первые годы их больше. С годами их число сокращается до 1—2 или полного отсутствия в предсенильном состоянии.

Существует прямая корреляция между количеством прикорневых листьев и формированием базальной луковички. Пока луковичка формируется — прикорневых листьев два. С прекращением формирования базальной луковички свободным остается лишь первый, а второй лист срастается со стеблем и отделяется от него под соцветием в виде нижнего стеблевого.

Таким образом, числа прикорневых листьев, стеблевых и прикорневых луковичек не могут служить основанием для выделения самостоятельных таксонов какого-то ни было ранга без анализа возрастной изменчивости.

Имеющиеся в LE 3 гербарных листа *G. bulbifera* var. *nuda* (подписанные Регелем, а один из них и Пашером) из окр. Алма-Аты позволяют удостовериться, что выделенные в эту разновидность экземпляры являются угнетенными (5—7 см), старовозрастными растениями *G. bulbifera*. На каждом листе среди сплетенных корнями групп находятся отдельные особи, имеющие 1—2 стеблевые луковички.

G. stepposa, собранная на территории Китая в 500—600 км восточнее Алма-Аты, судя по рисунку, диагнозу и характеристике, отличается от обитающей в этом же регионе *G. bulbifera* мелкими размерами (4—6 см), присутствием луковичек только у 1—2 стеблевых листьев и распространением на высотах 1100—2300 м над ур. м. (для *G. bulbifera* указано 600—1200 м над ур. м.), что с учетом упомянутых выше закономерных изменений морфологии в онтогенезе делает ее не отличимой от var. *nuda* Регеля.

Цитированные Регелем (Regel, 1880) образцы из Кульджи и из-под Самарканда пока не обнаружены в гербарных хранилищах. Но поскольку Регель в *G. bulbifera* var. *nuda* выделял растения без стеблевых луковичек, то сбор из-под Самарканда относится, скорее всего, к *G. calantha*, сменяющей *G. bulbifera* к югу от хр. Сырдарьинский Каратау.

Кроме перечисленных выше таксонов родства *G. bulbifera* в предгорьях Киргизского хр. существует еще одна раса не до конца ясного таксономического ранга. Относимые к ней растения очень схожи с *G. calantha*, но имеют плотно оплетенную утолщенными корнями луковицу и более высокорослы — признаки (см. выше) контактирующих с этой расой равнивной *G. bulbifera* и среднегорной *G. rufidula*. Гибридом этих двух видов она, вероятнее всего, и является.

Gagea × vaga Levichev hybr. nov.

Plantae protractae, *G. rufidulae* Levichev similes, bulbillis tam caulinis quam basalibus nullis, bulbo radicibus sclerificatis valde incrassatis arcte perplexo (рисунок, *1*).

Typus: jugum Kirghizicum, mons Paspeldyk. 6 IV 1962. N. Gorbunova et E. Nazarova (LE).

Вытянутые, схожие с *G. rufidula* Levichev растения без луковичек у стеблевых листьев и без группы луковичек у основания, луковица плотно оплетена сильно утолщенными склерифицированными корнями (рисунок, *1*).

Тип: Киргизский хр., гора Паспельдык. 6 IV 1962. Н. Горбунова и Е. Назарова (LE).

Не исключено, что *G.×vaga* — результат тройственной гибридизации *G. calantha*, *G. bulbifera* и *G. rufidula*. Ареал описанного гибрида как бы зажат между *G. bulbifera* и *G. rufidula*, а западным краем примыкает к ареалу *G. calantha*.

Но возможно иное объяснение столь сильного сходства *G.×vaga* и *G. calantha*. В отдаленном прошлом, как и в настоящее время, на контакте *G. bulbifera* и *G. rufidula* возникали гибриды. Гибридная раса могла распространиться отсюда по предгорьям Западного Тянь-Шаня, претерпев при этом некоторые морфологические изменения. Наличие морфологических отличий и собственный ареал дали основание для выделения ее в *G. calantha*, а образцы в предгорьях Киргизского хр. — признать современными гибридами.

Таким образом, из перечисленных выше 7 таксонов самостоятельными могут быть признаны: *G. bulbifera* (степи Евразии), *G. chlorantha* (среднегорья Кавказа), *G. calantha* (предгорья западной части Западного Тянь-Шаня), *G. rufidula* (среднегорья Киргизского хр.) и *G.×vaga* (предгорья Киргизского хр.). *G. bulbifera* var. *nuda* и *G. stepposa* представляют собой предсенильные возрастные стадии *G. bulbifera* и являются синонимами последнего.

Весьма оригинальная гибридная раса обнаружена в двух точках Ферганской долины: в нижнем течении р. Нарын и на склонах Туркестанского хр. Габитусом она напоминает слаборазвитые экземпляры *G. chomutovae* (Pasch.) Pasch., но прикорневой лист тонкий (рисунок, *4*), вместо многочисленной группы вегетативных луковичек имеется одна базальная (рисунок, *2*, *3*), почти такая же, как у *G. subtilis* Vved., луковичка со светлой вертикальной полоской (рисунок, *5*, *6*), что не характерно ни для *G. subtilis* (прикорневой лист не бывает дудчатым) (рисунок, *7*), ни для *G. chomutovae* (у которой многочисленные луковички собраны в компактную группу) (рисунок, *9*). Изменчивость числа луковичек, по-видимому, носит возрастной характер (не проверялось).

Ареалы этих двух видов разновелики по площади и разъединены по вертикали. *G. subtilis* обитает по щебнистым склонам и на скалах среднего пояса гор, обрамляющих Ферганскую долину (в том числе и на хребтах Нуратау и Актау). *G. chomutovae* имеет большой ирано-среднеазиатский ареал, предпочитает мелкоземистые и глинистые склоны предгорий. Гибридные растения найдены в зоне контакта ареалов, в популяциях *G. subtilis*.

Gagea × absurda Levichev hybr. nov.

Notas tam *G. subtilis* Vved. quam *G. chomutovae* (Pasch.) Pasch. praebet. Plantae 15—25 cm altae. Bulbillus vegetativus solitarius (rarius 2—3), semiguttiformis, minute alveolatus, a facie affixa planus, stria verticali angusta pallida ornatus. Folium radicale fistulosum, teres, 1—1.5 mm latum, caulina 1—2. Inflorescentia ramosa pauciflora, protracta, angusta. Perianthii phylla lanceolata, apice rotundata, 6—10 mm longa, 1.5—2 mm lata (рисунок, *2—4*).

Typus: regio Osch, distr. Toktogul, fl. Niczke, locus Kosch-Tektir. 21 IV 1976. R. Aidarova, A. Ubukeeva, R. Sultanova (FRU, isotypus LE).

Совмещает признаки *G. subtilis* Vved. и *G. chomutovae* (Pasch.) Pasch. Растения от 15 до 25 см выс. Вегетативная луковичка одиночная (реже их 2—3), полукаплевидная, мелкоячеистая, со стороны прикрепления — с узкой вертикальной светлой полоской. Прикорневой лист дудчатый, округлый, 1—1.5 мм шир., стеблевых один или два. Соцветие ветвистое, немногоцветковое, вытянутое, узкое. Листочки околоцветника ланцетные, скругленные на конце, 6—10 мм дл., 1.5—2 мм шир. (рисунок, *2—4*).

Тип: Ошская обл., Токтогульский р-н, р. Ничке, ур. Кош-Тектир. 21 IV 1976. Р. Айдарова, А. Убукеева, Р. Султанова (FRU, isotypus LE).

G. subtilis и *G. chomutovae* принадлежат к одной секции, но к разным группам родства и габитуально значительно отличаются друг от друга. В силу этого описанный гибрид хорошо отличим от родительских видов и его определение не вызывает трудностей. Однако следует иметь в виду, что молодые, слабые, первого года генерации особи *G. chomutovae* габитуально схожи с *G.×absurda*, особенно по диаметру прикорневого листа, но хорошо отличаются многочисленной группой луковичек, а в предсенильном состоянии число луковичек у *G. chomutovae* хоть и может уменьшаться, но диаметр листа и общие размеры сильно увеличиваются. *G. subtilis* отличается от *G.×absurda* еще больше, чем *G. chomutovae*. Иными словами, ни одна из возрастных стадий родительских видов не сходна с описанной в качестве гибрида расой, как это имело место у двух описанных выше гибридов из групп родства *G. ova* и *G. bulbifera*.

Нет ли оснований в данном случае придать такой расе видовой ранг?

По-видимому, нет. То обстоятельство, что в обоих удаленных пунктах образцы *G. ×absurda* были собраны среди типичной *G. subtilis*, что у них проявляется явное сочетание признаков только родительских видов и отсутствуют иные признаки, — не позволяет думать иначе. А значительные отличия от родительских видов — результат принадлежности последних к разным series внутри единой секции; в то время как *G. ×turanica* и *G.×vaga* — гибриды между близкими видами, принадлежащими не только к единым секциям, но и к единым рядам.

Все вышеизложенное дает представление о некоторых механизмах эволюционного процесса в роде *Gagea*. Закономерности возрастного морфогенеза позволяют считать, что ведущей тенденцией филогенеза рода в третичное и четвертичное время был процесс неотенизации. При этом видовая дифференциация происходила за счет обособления все в большей степени неотенизированных рас и миграции их в экологически экстремальные местообитания по периферии или внутри ареала. Вступление в генеративную стадию на более ранних (ювенильных) этапах развития предопределило другую тенденцию — эфемеризацию рас, что еще больше способствовало проникновению в географически новые и экологически неблагоприятные для рода местообитания (аридные, высокогорные и высокоширотные). Экологическая изоляция в новых местообитаниях в свою очередь способствовала закреплению и дальнейшему трансформированию морфогенеза. В результате совмещения или соприкосновения ареалов не исключалась возможность гибридизации. Гибридизация несомненно имеет место внутри близкородственных групп и между разными группами родства одной секции. Есть основания полагать, что роль гибридизации в эволюции рода была более существенна, поскольку некоторые эволюционно подвинутые секции сочетают в себе признаки двух или нескольких секций с анцестральными чертами, что не может быть объяснено простой дивергенцией.

С позиций практической систематики, существующая у представителей рода *Gagea* морфологическая изменчивость в онтогенезе (не ограничивающаяся приведенными выше примерами) может и должна использоваться для разграничения близкородственных таксонов рода и определения их статуса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Род *Gagea* Salisb. // Флора Туркмении. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. Т. 1, вып. 2. С. 257—262. — *Введенский А. И.* Род *Gagea* Salisb. // Флора Узбекистана. Ташкент: Изд-во Уз. фил. АН СССР, 1941. Т. 1. С. 411—426. — *Введенский А. И.* Род *Gagea* Salisb. // Флора Таджикской ССР. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1963. Т. 2. С. 212—239. — *Введенский А. И.* Род *Gagea* Salisb. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: Фан, 1971. Т. 2. С. 27—39. — *Лапин А. М.* Определитель растений Ташкентского оазиса. Ташкент: Гос. изд-во УзССР, 1938. Ч. 1. С. 75—78. — *Левичев И. Г.* Новые виды рода *Gagea* из Средней Азии // Ботан. материалы Герб. Ин-та ботаники АН УзССР. Ташкент: Фан, 1982. Вып. 20. С. 17—28. — *Левичев И. Г.* Новые виды рода *Gagea* (*Liliaceae*) из западной части Тянь-Шаня // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 11. С. 1617—1623. — *Фегри К., Пейл Л. ван дер.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 379 с. — *Regel E.* Descriptiones plantarum novarum et minus cognitarum. Fasc. 7 // Acta Horti Petropol. 1880. T. 6. Fasc. 2. P. 508—513. — *Shue L. Z.* *Gagea* Salisb. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Science Press, 1980. T. 14. P. 65—79, 282.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VII 1989.

УДК 581.45 : 582.677.1

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Т. В. Гендельс

ПРОВОДЯЩАЯ СИСТЕМА ЛИСТА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MAGNOLIA* (*MAGNOLIACEAE*)

T. V. GUENDELS. LEAF VASCULAR SYSTEM IN THE GENUS *MAGNOLIA* (*MAGNOLIACEAE*)

У 8 видов рода *Magnolia* изучали строение проводящей системы в узле, черешке, прилистниках и в листовой пластинке. Установлено, что выявленное разнообразие узловых типов выражается в разном числе стипулярных пучков и пучков листовой пластинки, в разном соотношении лево- и правосторонних латеральных пучков, в разном характере разветвления стипулярных и адстипулярных пучков либо в коре стебля, либо в прилистниках. Подтверждена правомочность использования строения проводящей системы листа, включающей ее строение в узле, черешке, прилистниках и листовой пластинке, как признака-индикатора морфологического преобразования листа. Особенность такого преобразования в роде *Magnolia* связана в значительной степени с преобразованием прилистников.

Как мы установили (Гендельс, 1988а,б, 1989, 1990), проводящая система листа, если ее рассматривать в комплексе: проводящая система узла, черешка и пластинки листа — может быть показателем морфологического преобразования листа. Это возможно благодаря установленной связи между развитием проводящей системы и морфогенезом листа (Bugnon et al., 1969; Jeune, 1972, 1978, 1980; Борисовская, Соколова, 1978). Поэтому изменения в строении проводящей системы мы рассматриваем как изменение морфогенеза листа. Следуя теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова (1939), морфологическое преобразование листа может происходить на любой стадии его развития. В зависимости от того, на какой стадии развития листа происходит преобразование, строение его проводящей системы по сравнению с исходным типом может изменяться в разных частях: в узле, черешке, в листовой пластинке. Более глубокие преобразования зачатка листа могут привести и к более глубоким преобразованиям листа, в том числе и его проводящей системы. Например, было установлено (Гендельс, 1990), что формирование простого цельного листа с перистым жилкованием в роде *Sorbus* происходит на основе перистосложного листа путем слитного развития листочков. Оказалось, что при таком преобразовании изменяется не только тип листа от сложного к простому, но и происходит глубокая перестройка зачатка листа и проводящей системы в целом. Уменьшается охват зачатком листа основания конуса нарастания, что влечет за собой и уменьшение числа лакун узла с 5 до 3, изменяется строение проводящей системы черешка, характер вхождения проводящих пучков латеральных элементов в медианную жилку. Таким образом, морфологическое преобразование листа сопровождается в роде *Sorbus* и перестройкой его проводящей системы, в том числе и в узле.

На ряде таксонов из семейств *Magnoliaceae*, *Platanaceae*, *Griseliniaceae* установлено (Гендельс, 1989), что многолакунность узла у изученных представителей связана с полным охватом зачатком листа основания конуса нарастания.

Значительная доля зачатка листа, в частности у магнолий, приходится на 2 крупных прилистника, куполом смыкающихся над конусом нарастания. У разных видов магнолий прилистники в зависимости от характера интеркалярного роста основания листа в разной степени оказываются «приросшими» к черешку. Прилистники у магнолий несколько асимметричны как по форме, так и по размеру, что хорошо видно уже на зачатке листа. По морфологии листа все магнолии весьма сходны: у них простые цельные листья с перисто-петлевидным жилкованием пластинки. На фоне однообразия морфологических признаков листа, формы и жилкования пластинки разные виды магнолий характеризуются разными типами узлов.

Анатомические особенности строения проводящей системы узла и черешка представителей сем. *Magnoliaceae*, и рода *Magnolia* в том числе, уже были предметом изучения, в частности, в аспекте систематики и филогении (Ozenda, 1949; Canright, 1955).

P. Ozenda (1949) и G. Canright (1955), следуя классическим работам E. Sinnott и J. Bailey (1914) о значении нодальных структур в филогении, предприняли исследования представителей этого семейства с целью установления исходного типа покрытосеменных.

На основе изучения представителей сем. *Magnoliaceae* Ozenda (1949) пришел к выводу, что исходным для цветковых является многолакунный многопучковый узел, характерный для представителей этого семейства. Для рода *Magnolia* им указан 8- и 11-лакунный узел (табл. 1). Для *M. grandiflora*, *M. virginiana*, *M. tripetala* топография проводящих пучков рассмотрена им более подробно, а для первых двух и проиллюстрирована. В узле магнолий Ozenda выделил медианный пучок (у которого после трифуркации средняя часть становится медианным пучком черешка и средней жилки), противоположный ему на стебле — прилистниковый (у *M. grandiflora* их 2), а также латеральные пучки, расположенные по обе стороны от медианного. Латеральных пучков у видов будет соответственно 3 и 4 пары. Особенность в строении проводящей системы узла у магнолий, по данным Ozenda, состоит в том, что бифуркирующий прилистниковый пучок непосредственно связывает проводящую систему прилистников со стелой стебля. На этом основании Ozenda считает проводящую систему прилистников в большей степени независимой от проводящей системы листа в отличие от других двудольных, у которых эта зависимость полная. Ozenda пытался также установить причину различия числа пучков в узле у магнолий. Он сопоставил число пучков в узле и основании черешка с массой листа и пришел к выводу, что нодальные структуры от массы листа не зависят, но число пучков в основании черешка увеличивается с массой листа. У представителей же рода *Michelia* редукция числа пучков в узле, по мнению Ozenda, в большей степени связана с редукцией листа.

ТАБЛИЦА 1

Некоторые признаки **строения** узлов в роде *Magnolia*

Вид	Общее число пучков узла			Число латеральных пучков			Число стипулярных пучков		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
M. virginiana	8	8	8	6	6	6	1	1	1
M. grandiflora	11	—	8, 10—12	9	—	6, 8—10	2	—	1—2
M. stellata	8	—	—	6	—	—	1	—	—
M. pterocarpa	10	—	—	8	—	—	1	—	—
M. conspicua	10	—	—	8	—	—	1	—	—
M. macrophylla	10	—	—	8	—	—	1	—	—
M. obovata	10	—	—	8	—	—	1	—	—
M. tripetala	10	—	6—7	8	—	4—5	1	—	1
M. soulangeana	10	—	8—10	8	—	6—8	1	—	1
M. kobus	10	—	7—9	8	—	5—7	1	—	1
M. nitida	—	8	—	—	6	—	—	1	—
M. salicifolia	—	5—7	—	—	3—5	—	—	1	—
M. javanica	—	8	—	—	6	—	—	1	—
M. coco	—	6	6	—	4	4	—	1	1
M. acuminata	—	12	12—14	—	10	10—11	—	1	1—2
M. delavayi	—	—	8—10	—	—	6—8	—	—	1—2
M. liliflora	—	—	6, 8—10	—	—	4, 6—8	—	—	1—2

Примечание. I — по данным Ozenda (1949); II — по данным Canright (1955); III — по данным Гендельс.

Согласно Canright (1955), однолакунный двухпучковый узел, характерный для семядольных узлов, является исходным для цветковых. Изучая узлы представителей *Magnoliaceae*, он, как и Ozenda, отмечает лишь один прилистниковый пучок, но его данные о числе лакун в узлах магнолий расходятся с данными Ozenda. Это расхождение Canright объясняет значительной изменчивостью числа «листовых следов» в онтогенезе. Так, листья сеянцев первого и второго года у *Magnoliaceae* имеют трехлакунные узлы. Более старые листья имеют уже больше пучков в узле, число которых становится все более устойчивым в зрелых частях дерева.

В работах обоих авторов отсутствует характеристика морфологических особенностей прилистников магнолий, их жилкования, недостаточно освещен вопрос и о связи между жилкованием прилистников, нодальной структурой и проводящей системой черешка.

Исходя из того что вопрос о различиях узловых типов в роде *Magnolia* все еще остается открытым, мы для подтверждения правомочности использования проводящей системы листа как показателя его морфологического преобразования вновь обращаемся к рассмотрению проводящей системы листа представителей рода *Magnolia*.

Материал и методика

Строение проводящей системы листа, включая проводящую систему узла, черешка, прилистников и листовой пластинки, изучали у 8 видов магнолий: *M. grandiflora* (42-летний экземпляр), у которого прилистники «прирастают» в самом основании черешка; *M. delavayi* (23-летний экземпляр) с прилистниками, приросшими по всей длине черешка; а также *M. kobus*, *M. liliflora* (33-летний экземпляр), *M. acuminata* (30-летний экземпляр), *M. soulangeana* (43-летний экземпляр), *M. tripetala*, *M. coco*, у которых прилистники в разной мере могут прирастать к черешку. Материал был собран в оранжереях и парке (*M. acuminata*) Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Строение проводящей системы узла и черешка изучали на серийных срезах, приготовленых

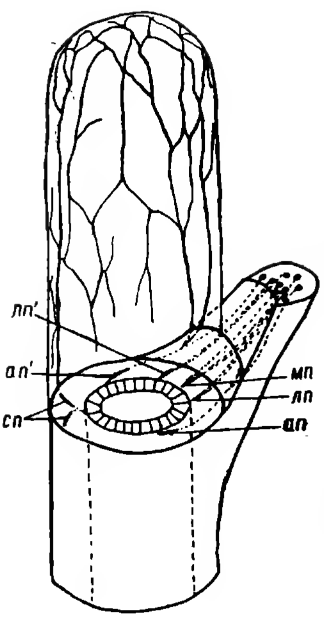


Рис. 1. Строение проводящей системы узла, черешка и прилистников у *Magnolia kobus* (первый лист укороченного побега).

мп — медианный пучок; *лп*, *лп'* — латеральные пучки; *ап*, *ап'* — адстипулярные пучки; *сп* — стипулярный пучок.

по общепринятой анатомической методике. Срезы в зоне узла делались как перпендикулярно к оси стебля, так и оси черешка. Изучали также жилкование прилистников и листовых пластинок.

Результаты и обсуждение

В результате проведенного исследования получены новые данные об особенностях строения проводящей системы листа у представителей рода *Magnolia*, в частности о значительном разнообразии типов узла в этом роде.

Рассмотрим в качестве примера строение одного из узлов *M. kobus* — вида, у которого прилистники незначительно «прирастают» к черешку. Представленный узел 6-лакунный, 6-пучковый (рис. 1). Со стороны черешка выделяется трифуркирующий медианный пучок (*мп*), противоположный и расположенный несколько асимметрично — прилистниковый, или стипулярный, (*сп*) и 2 пары латеральных пучков (*лп*), из которых ближайшие к стипулярному *лп* будем называть адстипулярные (*ап*). Пучок *сп*, выйдя из стелы стебля, бифуркирует в коре, и его ответвления входят в прилистники. Пучки *мп*, *лп*, *лп'*, *ап*, *ап'* входят в черешок листа, при этом *лп* и *лп'* предварительно разветвляются, но не давая ответвлений в прилистники, и все они формируют в основании черешка кольцо сосудистоволокнистых пучков. Ozenda (1949) придавал большое значение характеру разветвлений пучков перед образованием кольца, но, как показали наши исследования, этот признак не постоянен, за исключением более или менее регулярной трифуркации медианного пучка. При формировании кольца адстипулярные пучки занимают в черешке крайнее латеральное положение с его вентральной стороны. Уже в черешке они бифуркируют, и в точке отхождения свободной части прилистника одно ответвление входит в прилистник, а другое остается к кольце черешка. В некоторых образцах от адстипулярного пучка при его прохождении в черешке отчленяется дополнительный пучок в прилистник. Рассмотренный нами в качестве примера узел *M. kobus* представляет собой лишь один из типов узла магнолий. Он встречается у разных видов, например у *M. liliflora*, *M. virginiana*, *M. delavayi*, в разных узлах их годичных побегов, как удлиненных, так и укороченных, и не связан с общим числом пучков узла. Особенность такого типа узла состоит в наличии в узле одного бифуркирующего стипулярного пучка и двух адстипулярных, одно ответвление которых в черешке входит в прилистник, второе направляется в пластинку листа.

Разнообразие типов узла, установленное нами в роде *Magnolia*, связано с разным числом лакун в узлах годичного побега, разным соотношением стипулярных пучков и пучков листовой пластинки, разным соотношением числа лево- и правосторонних латеральных пучков узла, разным характером разветвлений стипулярных и адстипулярных пучков в коре стебля. Учитывая разнообразие типов узла не только в пределах отдельных видов, но также и в пределах годичного побега, мы останавливаемся на характеристике особенностей узловых типов, характерных для рода в целом.

Из наших исследований и литературных данных следует, что число пучков в узле представителей рода *Magnolia* может быть от 5 до 14 (табл. 1). При этом число пучков в узлах годичного побега у некоторых видов меняется спонтанно; изменяется как общее число пучков в узле, так и число стипулярных пучков, и пучков листовой пластинки (табл. 2). Постоянным остается лишь число адстипулярных пучков — 2. Для магнолий в литературе указан лишь один стипулярный пучок (Ozenda, 1949; Canright, 1955), и только для *M. grandiflora* в работе Ozenda в качестве видоспецифичного признака были указаны 2 стипулярных пучка. Нами 2 стипулярных пучка обнаружены также в некоторых узлах *M. liliflora*, *M. acuminata*, *M. delavayi*. Наличие двух стипулярных пучков не связано с общим числом пучков узла. Так, у *M. grandiflora* они могут быть как в 11-, так и в 12-лакунном узле, а у *M. liliflora* при 8-лакунном узле встречаются и один, и два стипулярных пучка (табл. 2). Таким образом, изменение общего числа пучков узла может происходить и за счет пучков листовой пластинки, и за счет стипулярных пучков. Ozenda пытался связать различия в числе пучков узла с формой и размером листового рубца, но оказалось, что связь между этими признаками отсутствует. С нашей точки зрения, это объясняется тем, что листовые рубцы анализируются уже на взрослом стебле, претерпевшем значительные изменения в процессе роста. Нам представляется, что соотношение между прилистниковой и черешковой частями листа следует определять по расположению адстипулярных пучков. Именно место выхода адстипулярных пучков из стелы стебля является границей между долями основания черешка и основаниями прилистников.

В указанных нами выше работах Ozenda и Canright недостаточно полно освещен вопрос о жилковании прилистников и его связи с пучками узла и пучками

ТАБЛИЦА 2

Побеговая изменчивость некоторых признаков строения проводящей системы узла в р. *Magnolia*

Вид	№ побега	Признаки*	№ листа на побеге					
			1	2	3	4	5	6
M. liliflora	I	а	10	8	8	8	8	8
		б	5 : 3	4 : 2	4 : 2	4 : 2	3 : 2	4 : 2
		в	2	1	1	1	2	1
	II	а	6	6	6	8		
		б	2 : 2	3 : 1	3 : 1	3 : 2		
		в	1	1	1	2		
M. soulangeana	I	а	9	9	10	10		
		б	5 : 2	5 : 2	5 : 3	5 : 3		
		в	1	1	1	1		
M. kobus	I	а	9	7	7	8		
		б	5 : 2	4 : 1	4 : 1	4 : 2		
		в	1	1	1	1		
M. acuminata	I	а	14	14	13	12		
		б	6 : 5	6 : 5	7 : 3	6 : 4		
		в	2	2	2	1		
	II	а	13	13	13	13		
		б	6 : 4	6 : 4	6 : 4	6 : 4		
		в	2	2	2	2		
	III	а	13	14	14			
		б	6 : 4	7 : 4	7 : 4			
		в	2	2	2			

* а — число пучков узла, б — соотношение латеральных пучков, в — число стипулярных пучков.

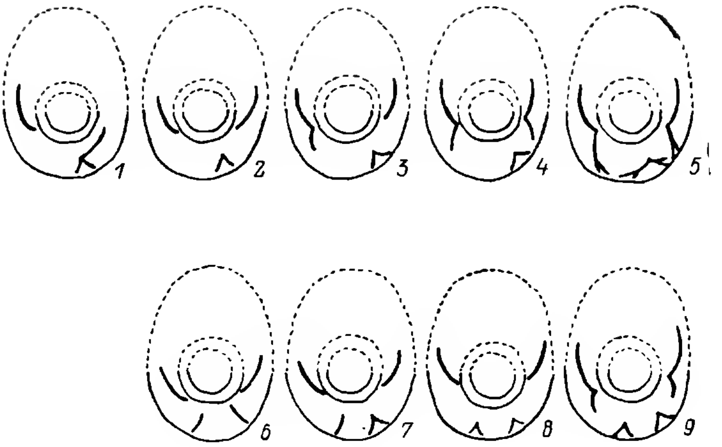


Рис. 2. Разнообразие узловых типов в роде *Magnolia*.

1 — *M. kobus*; 2 — *M. coco*, *M. liliflora*, *M. virginiana*, *M. tripetala*, *M. kobus*; 3 — *M. acuminata*; 4 — *M. delavayi*; 5 — *M. grandiflora*; 6 — *M. liliflora*; 7 — *M. acuminata*; 8 — *M. delavayi*, *M. acuminata*, *M. liliflora*; 9 — *M. grandiflora*.

черешка. Этот вопрос имеет существенное значение для характеристики проводящей системы листа в целом. Но прежде следует остановиться на морфологических особенностях прилистников. В каждой паре прилистников один из них несколько крупнее другого и имеет в верхней части форму капюшона (см. таблицу на вклейке, *а*, *в*). В прилистнике можно выделить сторону, обращенную к черешку,— черешковую (*чс*) и противоположную ей стеблевую (*сс*).Третья сторона представляет собой прилистниковый рубец (*пр*). Верхняя граница между стеблевой и черешковой сторонами условна (см. таблицу, *б*). Черешковая сторона всегда короче стеблевой, поскольку у всех изученных нами видов прилистники всегда «прирастают» к черешку. Форма и размер прилистникового рубца всегда зависит от степени «прирастания» прилистников к черешку. Иногда прилистниковый рубец занимает $^{1}/_{2}$—$^{1}/_{3}$ длины прилистника, что в определенной степени находит свое отражение и в характере жилкования (см. таблицу, *г*). Жилкование прилистников в роде *Magnolia* параллельное, но число пучков прилистникового рубца от 2 до нескольких. Проводящие пучки прилистников представляют собой продолжение либо самих стипулярных и адстипулярных пучков, либо их разветвлений, либо в коре стебля, либо в самом прилистнике. Поэтому жилкование прилистников определяется как числом стипулярных и адстипулярных пучков, так и характером их разветвлений.

На рис. 2 показано разнообразие типов узла в роде *Magnolia*, связанное как с числом стипулярных пучков, так и с различным характером разветвления стипулярных и адстипулярных пучков. Так, у *M. kobus*, *M. liliflora*, *M. tripetala*, *M. virginiana* число пучков прилистникового рубца 2—3 (рис. 2), стипулярные и адстипулярные пучки практически не разветвляются в коре стебля, число стипулярных пучков редко достигает 2. Два проводящих пучка прилистников с черешковой стороны представляют собой в коре черешка разветвление прилистниковой части адстипулярного пучка. У *M. grandiflora* и *M. acuminata* прилистниковые рубцы многопучковые и наблюдается разнообразие в характере разветвления стипулярных и адстипулярных пучков.

Так, разветвление адстипулярных пучков может быть направлено в сторону стипулярных, стипулярные пучки могут не разветвляться, бифуркировать или иметь несколько разветвлений в сторону адстипулярных пучков.

Кроме того, у некоторых видов при значительном интеркалярном росте основания листа, когда прилистники оказываются «приросшими» по всей или значительной длине черешка, от адстипулярных пучков на разных уровнях черешка отходят дополнительные ответвления в прилистники, как мы наблюдали у *M. coco*, *M. virginiana* (см. таблицу, *г*), *M. delavaya*.

Исключение из достаточно общего правила в строении узла мы обнаружили у 3-го и 4-го узлов укороченного годичного побега *M. kobus*. Эти узлы 7-лакунные, 7-пучковые, с соотношением лево- и правосторонних латеральных пучков 4 : 1, единственный стипулярный пучок не бифуркирует, как обычно, в коре, а трифуркирует (рис. 2, *1*). При этом одно из ответвлений (со стороны единственного латерального пучка) направляется в черешок, а два других входят соответственно в прилистники. В данном случае стипулярный пучок как бы совмещает функции стипулярного и одного адстипулярного пучка. Второй адстипулярный пучок направляется без ответвлений в черешок. В описываемых случаях адстипулярный пучок и ответвление стипулярного пучка при формировании кольца сосудисто-волокнистых пучков в черешке занимают, как обычно, латеральное положение, но входят впоследствии в прилистники, полностью не бифуркируя. В этом случае проводящая система прилистников оказывается абсолютно независимой от проводящей системы листовой пластинки.

Какова же в целом взаимосвязь между изменчивостью признаков проводящей системы узла и прилистников с их морфологией? У последних изученных нами видов *M. liliflora*, *M. kobus*, *M. soulangeana*, *M. acuminata* (табл. 2) в пределах годичного побега может варьировать число пучков в узле, соотношение левосторонних и правосторонних латеральных пучков, число стипулярных пучков, характер разветвления стипулярных и адстипулярных пучков, варьирует в разной мере степень «прирастания» прилистников и их длина. Однако какой-либо связи между характером изменения этих признаков нам обнаружить не удалось. Тем не менее можно выделить некоторые виды, различающиеся характером изменчивости этих признаков. Так, например, у *M. grandiflora* и *M. delavayi* менее изменчива степень «прирастания» прилистников — она минимальна у *M. grandiflora* и максимальна у *M. delavayi*. У *M. kobus* и *M. liliflora* стипулярные и адстипулярные пучки, как правило, не разветвляются в коре стебля, у *M. grandiflora* и *M. acuminata* разветвление максимальное, но характер разветвления у *M. acuminata* значительно изменчив в пределах годичного побега. В некоторых случаях (*M. liliflora*, *M. kobus*) непостоянно соотношение в пределах годичного побега лево- и правосторонних латеральных пучков узла. Изучение серийных срезов узлов почки показало, что пучки отсутствуют со стороны пазушной почки нижележащего листа при очень раннем ее развитии.

В чем же причина столь резкого несогласия в изменчивости указанных выше признаков, на основе которого создается впечатление о нестабилизированном характере морфогенеза листа у представителей рода *Magnolia* в пределах годичного побега? Естественно, что самый объективный ответ должно дать изучение морфогенеза листа в аспекте морфогенеза побега. Однако можно указать и на ряд особенностей развития листа у магнолий, вытекающих как из особенностей его органогенеза, так и из строения проводящей системы листа.

Зачаток листа у магнолий занимает весь периметр основания конуса нарастания, и, таким образом, взаимовлияние между листом и стеблем в данном случае максимальное. Помимо того, лист испытывает влияние растущего конуса нарастания, а конус — влияние листа, так как находится, кроме всего прочего, внутри купола прилистников. Проводящая система прилистников и листовых пластинок в значительной степени автономна, что откладывает отпечаток и на их соотносительный рост. Степень «прирастания» прилистников к черешку, характер разветвления стипулярных и адстипулярных пучков либо в коре стебля, либо в коре черешка отмечают места локализации интеркалярного роста в листе и на его соотношение в них, так как степень «прирастания» прилистников указывает, в какой части зачатка листа интеркалярный рост максимальный. При незначительном «ирирастании», как у *M. grandiflora* и

M. acuminata, интеркалярный рост осуществляется выше точки «прилистник—черешок», а у *M. delavayi* максимальный интеркалярный рост происходит в листовом подножии.

В целом система листа магнолий представляет собой слабоинтегрированную систему.

Все перечисленные особенности морфогенеза листа, выражающиеся как в сочетании многих факторов роста, так и в отсутствии, по нашему мнению, устойчивых корреляций, приводят к тому, что в ряде случаев морфогенез листа не носит стабильного характера в пределах побега. Изменения в строении проводящей системы узла, прилистников и черешка являются показателем морфологического преобразования листа, но не листовой пластинки, а прилистников и их проводящей системы. Разный характер восстановления объема конуса нарастания после заложения очередного листа на побеге, а также и разное соотношение между долей прилистников зачатка листа на конусе нарастания и долей черешка приводят и к изменению числа лакун в узлах побега.

Изучая морфологические преобразования листа древесных двудольных в онто- и филогенезе, мы в предшествующих работах пришли к выводу, что становление различных типов листьев восходит к трехлопастному зачатку (Гендельс, 1988б).Изучение проводящей системы листа у магнолий позволяет нам высказать предположение об одном из путей формирования такого зачатка. Характер заложения трехлопастного зачатка у магнолий, при котором зачаток каждого из элементов листа составляет приблизительно 1/3 периметра конуса нарастания, сильное развитие прилистников на первых этапах развития листа, почти автономное развитие их проводящей системы, часто наблюдаемая асимметрия стипулярного пучка, разный уровень вхождения пучков прилистников и листовой пластинки, а в результате разные уровни на стебле собственно прилистникового рубца и черешкового дают основания предположить, что становление простого цельного листа с прилистниками у магнолий из трехлопастного зачатка представляет собой результат преобразования побега предкового типа. При таком преобразовании формирование метамера годичного побега у магнолий, в частности листа, происходило на основе вовлечения в новую структуру листа нескольких метамеров предкового побега. На данном этапе нет достаточных оснований для характеристики такого гипотетического побега. С другой стороны, виды магнолий, у которых благодаря превалирующему росту основания листа прилистники оказываются приросшими к черешку и часть их проводящей системы вовлекается в проводящую систему черешка, могут служить моделью формирования простого цельного листа без прилистников, характерного для других представителей пор. *Magnoliales*. Такой лист формируется в результате слитного развития трехлопастного зачатка при доминировании раннего интеркалярного роста листового подножия.

Примером связи между развитием проводящей системы узла и морфогенезом листа служит уже упоминавшийся нами вид *Griselinia littoralis* (сем. *Griseliniaceae* Takhtajan) (Гендельс, 1989). Узел у этого вида 7-лакунный, 7-пучковый. Начальные этапы развития листа весьма сходны с таковым у представителей рода *Magnolia*. Два крупных прилистника куполом смыкаются над конусом нарастания, но в процессе роста листа прилистники развития не получают и оказываются приросшимя в самом основании черешка. Недоразвитие прилистников приводит к полной редукции стипулярного пучка, два крайних пучка в узле крайне редуцированы и слепо оканчиваются в приросших прилистниках. В данном случае именно редукция прилистников в процессе роста листового зачатка приводит и к редукции проводящей системы листа в узле.

Таким образом, проведенное нами исследование строения проводящей системы листа, включающее строение ее в узле, черешке, прилистниках и пластинке, у представителей рода *Magnolia*, подтвердило правомочность ее использования в качестве признака-индикатора морфологического преобразования листа для древесных двудольных. Однако особенность такого преобразования у магнолий выражается в том, что оно захватывает в большей степени начальные этапы развития листа, еще очень тесно связано с морфогенезом побега и отражается на морфологических особенностях не листовой пластинки, а прилистников и проявляется в изменении строения их проводящей системы и узла.

Закономерности такого преобразования могут быть выявлены при изучении не только морфогенеза листа, но и морфогенеза побега в целом, но в задачу данного исследования это не входило.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисовская Г. М., Соколова Е. А. К методике изучения структуры черешка на примере некоторых представителей сем. *Euphorbiaceae* // Вест. ЛГУ. 1978. Биология. № 15. С. 40—48. — *Гендельс Т. В.* Формирование листа древесных двудольных // Бот. журн. 1988а. Т. 73, № 4. С. 553—562. — *Гендельс Т. В.* Особенности морфогенеза листа древесных двудольных // Бот. журн. 1988б. Т. 73, № 11. С. 1554—1559. — *Гендельс Т. В.* Строение проводящей системы узла и черешка в аспекте морфогенеза листа древесных двудольных // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 8. С. 1154—1160. — *Гендельс Т. В.* Морфологическое преобразование листа в роде *Sorbus* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 1. С. 57—61. — *Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с. — *Bugnon F., Dulieu H., Turlier M.-F.* Rapport entre les direction fondamentales de croissance dans l'ébauche et la nervation foliaires // C. r. Acad. sci. 1969. Ser. D 268, N 1. P. 48—50. —*Canright G. H.* The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae*. IV. Wood and nodal anatomy // J. Arnold Arb. 1955. Vol. 36, N 2—3. P. 120—140. — *Hickey L. J.* Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60, N 1. P. 17—33. — *Jeune B.* Observation ex expérimentation sur les feuilles juvéniles du *Paulownia tomentosa* H. Bn. // Bull. Soc. bot. France, 1972. (1973). Vol. 119, N 3—4. P. 215—229. — *Jeune B.* Sur le déterminisme de la forme de feuilles de dicotylédones // Adansonia. 1978. Vol. 18, N 1. P. 83—94. — *Jeune B.* Croissance des feuilles et stipules du *Galium palustre* L. subsp. *elongatum* (Presl.) Lange et valeur phylogénique de ces donnée de morphogénèse // Adansonia. 1980. Vol. 19, N 4. P. 451—465. — *Ozenda P.* Recherches sur les dicotylédones apocarpiques // Publ. Lab. Ecole Super. Ser. biol. 11. Paris. 1949. 183 p. — *Sinnott E. W., Bailey I. W.* Investigation on the phylogeny of the angiosperms. 3. Nodal anatomy and the morphology of stipules // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1, N 9. P. 441—453.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VII 1989.

УДК 581.522.5 : 582.938

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

М. У. Умаров, Е. С. Чавчавадзе

СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ *PERIPLOCA GRAECA* (*ASCLEPIADACEAE*) В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ

M. U. UMAROV, E. S. CHAVCHAVADZE. STRUCTURAL CHANGES OF WOOD IN *PERIPLOCA GRAECA* (*ASCLEPIADACEAE*) IN CONNECTION WITH ENVIRONMENTAL CONDITIONS

Исследована адаптивная норма реакции древесины обвойника греческого на различный режим почвенного и атмосферного увлажнения в условиях Восточного Кавказа. На основании статистического анализа установлены различия в соотношении элементов древесины и уровни изменчивости ее признаков внутри особи и между особями одного и разных местообитаний, что необходимо учитывать при экологических экспертизах и разработке ксилотомических ключей.

Хорошо известно, что структура древесины характеризуется достаточно высокой консервативностью признаков. Поэтому при выяснении характера адаптации ее к конкретным экологическим условиям наибольшую информацию дает количественно-анатомический анализ, позволяющий фиксировать помимо качественных характеристик число, размеры, объем и соотношение ее элементов.

Важность всестороннего изучения древесины редких и исчезающих видов растений отмечалась в решениях Всесоюзной научно-технической конференции по современным проблемам древесиноведения (Современные проблемы древесиноведения, 1981). Одним из таких растений является обвойник греческий *Periploca graeca* L. из сем. *Asclepiadaceae*. Это реликтовая третичная лиана до 12 м длиной с сильно развитой корневой системой, взбирающаяся на деревья при помощи придаточных корней. Ветви ее, обвивая древесные стволы, врезаются в них, оставляя винтообразные углубления. Разрастаясь, лиана заполняет просветы в древостоях, часто делая участки леса непроходимыми (Деревья. . ., 1966).

Родина обвойника греческого — Средиземноморье, Балканы, Малая Азия, Кавказ. В СССР этот вид распространен на Кавказе и приурочен к нижним частям бассейнов рек, впадающих в Черное и Каспийское моря. Встречается он также в долине р. Кубань, а на территории Чечено-Ингушской АССР — преимущественно в пойме р. Терек и низовьях р. Сунжа. Заросли обвойника можно найти как в сырых пойменных лесах, так и среди остатков тугайных лесов в полупустынной части республики (урочище Киссык). Вид этот предпочитает рыхлые, хорошо увлажненные почвы, холодоустойчив, высоко декоративен, пригоден для вертикального озеленения и перспективен для всех предгорных и низменных районов Северного Кавказа в соответствующих экологических условиях. В настоящее время это растение широко культивируется на Кавказе, в Крыму, Молдавии, на юге Украины и в Средней Азии (Деревья . . ., 1967). Как реликт третичного периода обвойник представляет большой интерес и нуждается в охране.

Материал и методика

Образцы для исследования взяты нами из двух местообитаний в пределах Чечено-Ингушской АССР (Восточный Кавказ): первое — пойменный лес, непосредственно примыкающий к левому берегу Терека, часто затопляемый, отличающийся близостью грунтовых вод и повышенной влажностью почвы; второе — пойменная дубрава долины р. Сунжа в окрестностях с. Старая Сунжа близ г. Грозного в 60—70 м от русла реки. Участок расположен на террасе примерно на 2—2.5 м выше уровня воды и характеризуется меньшим увлажнением, более глубоким расположением грунтовых вод, затопляется редко (лишь при очень сильных паводках).

В каждом из названных местообитаний были выбраны по 4 растения со стеблями примерно одного диаметра (2—2.5 см). Из них на высоте 30 см от уровня почвы с северной стороны вырезаны образцы древесины объемом в 1.5 см^3, из которых с помощью микротома приготовлены поперечные (охватывающие все годичные кольца), радиальные и тангентальные срезы. Для получения некоторых количественных характеристик древесины исследован, кроме того, мацерированный материал.

На поперечных срезах определяли ширину годичных колец, число сосудов в поле зрения (0.41 мм^2), их диаметр и удельный объем, объем порозности и плотной массы. При определении густоты и объема сосудов учитывали суммарные показатели и аналогичные показатели отдельно для одиночных и сгруппированных сосудов. Так же дифференцированно измеряли диаметр сосудов. На тангентальных срезах учитывали число лучей на 1 мм, слойность, линейную высоту и удельный объем лучей. На мацерированном материале измеряли длину члеников сосудов и неперфорированных элементов — волокнистых трахеид и волокон либриформа. При исследовании использовали световой микроскоп МБИ-3 и сканирующий электронный микроскоп JSM-35 (Япония).

В каждом образце размеры элементов измеряли в 50-кратной повторности, число лучей и удельный объем тканей — в 25 положениях окулярной линейки, густоту сосудов — в 20 полях зрения; при измерениях руководствовались методикой А. А. Яценко-Хмелевского (1954). Первичные данные обрабатывали статистически на ЭВМ «Наири-К», из полученных статистик для анализа результатов использовали средние арифметические и коэффициенты вариации; достоверность различий последних между сравниваемыми местообитаниями оценивали с помощью критерия Стьюдента (Митропольский, 1969) с учетом 5%-ного уровня значимости.

Результаты исследований и их анализ

Древесина обвойника греческого состоит из члеников сосудов (преобладают по объему), трахеид, тонкостенных волокнистых трахеид, волокон либриформа, лучевой и тяжевой паренхимы. Древесина кольцесосудистая, в развитых годичных кольцах переход от ранней древесины к поздней выражен четко, в очень узких и ложных поздняя древесина практически отсутствует. Граница слоев прироста волнистая, заметная благодаря чередованию колец крупнопросветных сосудов ранней древесины и плотной массы волокнистых элементов поздней древесины. Иногда годичные кольца не выделяются, так как древесина состоит в основном из водопроводящих элементов (табл. I, *1*, *2*; табл. II, *1*, *2*).

Просветы сосудов на поперечном срезе в очертании округлые, овальные, иногда угловатые; сосуды одиночные, в тангентальных группах, реже в коротких радиальных цепочках, преобладают в ранней зоне годичного кольца, располагаясь по границе в 2—4 слоя. Членики сосудов тонкостенные, их перфорационные пластинки простые, прямопоперечные. Межсосудистая поровость лестничная, переходная, супротивная и очередная, форма пор — от узко-поперечновытянутой (щелевидной) до широко эллиптической и округлой. Узкие членики сосудов с заостренными концами и короткими клювиками, широкие — без клювиков (табл. I, *3*; табл. II, *3*).

Лучи однорядные и 2—3-рядные, соотношение их неодинаково в древесинах обвойника из разных местообитаний. При встрече с сосудами лучи изгибаются, а на границе годичного кольца расширяются; граница луча совпадает с границей слоя прироста. Лучи двух типов — гетерогенные и гомогенные; первые состоят из лежачих, квадратных и сильно вытянутых вдолв оси стебля стоячих клеток; среди двух-многорядных лучей нередко встречаются гомогенные, состоящие только из лежачих клеток; тангентальные стенки лучевых клеток прямые.

Древесинная паренхима обильная, вазицентрическая, иногда наряду с ней имеется диффузная и метатрахеальная.

Подробно характеристику количественных признаков древесины иллюстрируют таблицы 1 и 2, из которых видно, что на структуру вторичной ксилемы и соотношение ее элементов заметное влияние оказывают индивидуальные особенности растений и условия обитания. Так, в древесине одного года формирования у различных особей сравниваемых местообитаний (долины р. Терек и Сунжа) величина слоев прироста сильно варьирует. В долине Терека годичные колвца обвойника значительно шире и выражены отчетливо. Общие пределы колебания их ширины составили 333—1578 мкм. В более засушливых условиях сунженского леса формируются очень узкие кольца, в которых часто почти целиком выпадает поздняя древесина, поэтому уловить границу между ними крайне трудно (табл. II, *1*, *2*). В связи с этим, величина слоев прироста в образцах из долины р. Сунжа не учитывалась (табл. 1).

Густота сосудов значительно выше в сунженской древесине, причем сгруппированных сосудов здесь в несколько раз больше, чем одиночных. В терской древесине общее число сосудов меньше, чем у предыдущей, в 4—6 раз, а одиноч-

ТАБЛ

Количественная характеристика признаков древесины

Номер образца	Местообитание	Ширина годичного кольца, мкм	Число сосудов на 0.41 мм²			Диаметр сосудов, мкм		Удельный объем сосудов, %		
			всего	одиночных	сгруппированных	одиночных	сгруппированных	общий	одиночных	сгруппированных
1	Пойменный лес долины р. Терек	1008	5.45	4.80	0.65	128.82	113.62	61.88	56.40	5.48
2		685	6.90	5.65	1.25	130.20	102.65	63.64	46.44	17.20
3		853	6.70	5.65	1.05	143.08	94.42	68.56	62.72	5.84
4		719	6.75	5.30	1.45	124.92	88.90	61.88	52.28	9.60
5	Пойменный лес долины р. Сунжа	—	28.35	1.35	27.00	73.14	100.82	70.48	9.12	61.36
6		—	30.25	1.80	28.45	57.76	78.96	75.76	8.51	67.24
7		—	37.70	3.90	33.80	50.84	75.90	73.12	10.60	62.52
8		—	29.55	1.25	28.30	79.08	85.60	81.92	5.52	76.40
Критерий Стьюдента (*t*)			—11.68	5.02	—18.66	8.60	1.89	—3.89	12.82	—13.13

Примечание. При числе степеней свободы $V=n_1+n_2-2=6$ и 5 %-ном уровне значи

ные просветы преобладают над сгруппированными (табл. 1). Диаметр одиночных сосудов в образцах из долины Терека всегда больше, чем сгрупиированных, иная картина наблюдается в образцах из долины Сунжи (табл. 1).

Густота и диаметр сосудов влияют на их удельный объем: в первом местообитании значительно (в 2.5—12 раз) преобладает объем одиночных сосудов, во втором, напротив, объем сгруппированных (в 8 и более раз). Суммарный объем сосудов значительно выше в условиях Сунжи.

Различия между длиной волокнистых элементов и члеников сосудов в терском лесу выражены более резко, чем в сунженском. В последнем случае формируются более длинные членики сосудов, что коррелирует с сужением их диаметра и увеличением густоты. Различия по длине волокнистых элементов между образцами из двух местообитаний незначительны.

Существенные количественные изменения в связи с экологией наблюдаются и в лучевой ткани (табл. 1). У обвойника из долины Терека она представлена почти исключительно узкими однорядными лучами, в условиях же сунженского леса, напротив, широкими 2—3-рядными, однорядные лучи здесь встречаются крайне редко; причем в первом случае на 1 мм приходится в несколько раз больше лучей, чем во втором.

Однорядные лучи в древесине, взятой из более влажного местообитания, сложены по высоте обычно из 9—12 вытянутых вдоль оси стоячих клеток. В более засушливых условиях однорядные лучи, как отмечалось выше, встречаются крайне редко. Имеются 2—3-рядные лучи большой высоты (до нескольких миллиметров), в связи с чем измеряли лишь их линейную высоту, а учет слойности не проводили. Как видно из табл. 1, многорядные лучи в 10 и более раз выше однорядных. Тем не менее удельный объем лучей в обвойнике из терского леса превышает таковой из образцов леса долины Сунжи, в результате чего древесина первого оказывается более витализированной.

Рассмотренные количественные характеристики признаков определяют в конечном счете объемные соотношения порозности и плотной массы древесины; табл. 1 показывает, что во всех случаях объем порозности существенно преобладает над объемом клеточных оболочек, т. е. древесина отличается чрезвычайно малой плотностью. В зависимости от условий роста между указанными объемами

ИЦА 1

Periploca graeca **из различных местообитаний**

Длина элементов, мкм		Число лучей на 1 мм		Слойность однорядных лучей	Высота лучей, мкм		Удельный объем лучей, %		Объем пористости и плотной массы, %	
членики сосудов	волокнистые элементы	однорядных	многорядных		однорядных	многорядных	однорядных	многорядных	общая плотность	общая плотная масса
271.74	496.50	8.12	Отсутствуют	9.02	232.24	—	19.84	—	79.80	20.20
252.92	400.60	9.36		11.68	319.24	—	20.48	—	77.76	22.16
217.86	500.62	8.71		9.70	282.42	—	19.68	—	75.92	24.08
221.12	490.30	9.36		10.02	305.12	—	19.72	—	83.44	16.54
308.40	559.19	Отсутствуют	1.40	—	—	2828.5	—	15.20	92.48	7.52
340.68	519.42		1.80	—	—	2547.8	—	16.40	93.84	6.16
372.56	463.60		1.60	—	—	2921.3	—	16.48	93.96	6.04
250.82	417.84		1.64	—	—	3449.8	—	15.16	90.96	9.04
—2.66	—0.46	—	—	—	—	—	—	—	—7.73	7.74

мости достоверное табличное t=2.45.

различия могут изменяться, у обвойника из сунженского леса формируется особенно легкая, пористая древесина.

Анализ коэффициентов показывает, что древесина обвойника греческого отличается в целом высоким уровнем вариации большинства признаков (табл. 2). Тем не менее внутри образца древесины по степени изменчивости условно можно выделить несколько групп признаков. К числу наиболее константных принадлежат: общий удельный объем сосудов, число однорядных лучей на 1 мм, их удельный объем и общий объем порозности древесины. Коэффициенты вариации их, как правило, не превышают 20 %. Вторая группа признаков характеризуется средним и высоким уровнем варьирования (обычно 21—40 %), это — ширина годичного кольца, суммарная густота сосудов, длина члеников сосудов и волокнистых элементов, число и объем многорядных лучей. Признаки третьей группы отличаются очень высоким уровнем варьирования (41—60 %, иногда выше), это — слойность и линейная высота лучей. Промежуточное положение между второй и третьей группами по уровню варьирования занимает такой признак, как объем плотной массы. Особую группу составляют признаки с очень большим диапазоном колебания коэффициентов вариации (в нашем случае от 14 до 200 % и выше), это число одиночных и сгруппированных сосудов, их диаметр и удельный объем.

Интересно, что под влиянием эдафических и метеорологических условий некоторые признаки, считавшиеся достаточно константными, могут изменяться в сторону более примитианого строения (Baas, 1973; Carlquist, 1975; Умаров, Быстрицкая, 1987, и др.). Это ставит под сомнение одно из положений, разработанных I. W. Bailey и его школой (Bailey, 1920, 1944, 1953; Frost, 1930, 1931). Подобные факты еще раз убеждают нас в необходимости учитывать данные экологической анатомии древесины при оценке диагностического значения ее признаков.

Следует отметить, что изменение соотношения элементов (например, одиночных и сгруппированных сосудов) сопровождаетсн изменением уровни варьирования признака в пределах образца. Так, одиночные сосуды, преобладающие по числу и объему в образцах из терского леса, варьируют гораздо слабее, чем сгруппированные. Противоположная картина наблюдается в древесине растений из долины р. Сунжа.

ТАБЛ

Показатели изменчивости (V, %) признаков древесины

Номер образца	Местообитание	Ширина годичного кольца	Число сосудов			Диаметр сосудов		Удельный объем сосудов		
			всего	одиночных	сгруппированных	одиночных	сгруппированных	общий	одиночных	сгруппированных
1	Пойменный лес долины р. Терек	44.67	30.63	34.20	159.99	36.92	34.76	14.98	27.73	207.07
2		33.04	28.17	32.62	112.76	29.14	41.66	15.98	45.85	108.08
3		20.88	52.85	44.95	194.14	30.60	49.42	13.24	26.05	209.99
4		23.16	27.56	17.42	133.27	27.63	33.93	16.32	28.69	127.79
5	Пойменный лес долины р. Сунжа	—	29.30	110.85	28.36	44.11	34.93	17.89	134.00	34.43
6		—	15.09	94.69	16.62	52.94	50.18	19.42	145.08	27.22
7		—	36.45	88.39	32.15	70.70	50.89	13.27	113.50	27.97
8		—	25.12	137.04	23.39	44.84	36.59	11.57	148.85	14.93
Критерий Стьюдента (t)			1.11	—6.16	6.97	—3.39	—0.57	—0.21	—10.98	5.12

Относительную изменчивость признаков в пределах одного образца древесины какой-либо особи можно, вероятно, объяснить возрастными и сезонными изменениями ее камбиальной деятельности и различными условиями образования элементов ксилемы из производных камбия в тех или иных участках стебля в связи с возникающей физиологической потребностью. Причиной варьирования признаков между особями одной популяции могут быть индивидуальные особенности растений, прежде всего норма реакции древесины на угнетение, несовпадение возраста особей, микроусловия среды.

На эти два типа вариаций накладывает свой отпечаток различная экология двух сравниваемых нами местообитаний (мезофильные условия долины р. Терек и более ксерофильные — р. Сунжа).

Наблюдаемое в более засушливых условиях сунженского леса увеличение густоты сосудов, сопровождающееся сужением диаметра члеников (при некотором уменьшении их длины) и повышением их общего удельного объема, говорит о более напряженных условиях водообмена — повышенной транспирации, когда узкие просветы позволяют увеличить силу сцепления воды со стенками сосудов и лучше противостоять отрицательным давлениям, а бо́льшая плотность и удельный объем сосудов увеличивают площадь водопроводящего сечения и запас воды в стебле.

Полученные нами результаты, подтверждающие сведения о водопроводящих элементах древесины (Яценко-Хмелевский, 1948, 1954; Вихров, 1950, 1959; Гзырян, 1959; Carlquist, 1975, 1977; Крамер, Козловский, 1983), все же полностью не согласуются с данными некоторых авторов относительно элиминации лучевой ткани в аридных условиях (Bews, 1925; Василевская, 1933; Webber, 1936; Дадашева, 1963). Вероятно, это связано с тем, что в нашем случае одно из местообитаний хотя и является относительно засушливым по режиму увлажнения (почвенного и атмосферного), но не может быть приравнено к полупустынным и пустынным территориям. Обитатель пойменных лесов — обвойник греческий, — обладая высокой пластичностью структуры древесины, может существовать в условиях различной, но достаточной влагообеспеченности. Не исключена возможность, что именно реликтовая природа этого растения делает его особенно чувствительным к малейшим изменениям не только всего комплекса факторов среды, но и отдельных его компонентов.

Таким образом, перераспределение отдельных ксилотомических признаков

ИЦА 2

Periploca graeca из разных местообитаний

Длина элементов		Число лучей		Слойность однорядных лучей	Линейная высота лучей		Объем лучей		Объем порозности и плотной массы	
членики сосудов	волокнистые эл-ты	однорядных	многорядных		однорядных	многорядных	однорядных	многорядных	общая порозность	общая плотная масса
27.39	20.55	13.63	Отсутствуют	69.38	77.97	—	20.66	—	8.36	33.02
25.78	20.01	13.04		65.83	69.24	—	12.93	—	7.75	27.69
26.57	21.98	11.71		64.61	80.32	—	13.58	—	13.32	41.99
26.62	20.52	10.63		63.90	60.38	—	14.23	—	7.68	38.71
32.64	35.98	Отсутствуют	35.71	—	—	44.44	—	31.02	4.26	52.37
26.77	29.68		22.68	—	—	47.16	—	25.20	3.48	52.95
21.20	18.24		31.25	—	—	42.37	—	19.90	3.16	49.09
28.69	17.85		29.87	—	—	42.32	—	30.57	3.48	35.05
—0.31	—1.04	—	—	—	—	—	—	—	4.02	—2.29

(одиночные и сгруппированные сосуды, линейные и многорядные лучи, соотношение объемов и т. д.) как бы способствует «подгонке оптимумов» (Лекявичюс, 1986 : 191) в структуре древесины обвойника греческого. Различная же количественная выраженность их и широта диапазона вариабельности у отдельных особей в конкретных местообитаниях, сужая внутривидовую конкуренцию, повышают адаптивные возможности этого вида в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская В. К. Развитие древесины кустарников и деревьев песчаной пустыни Кара-Кумы // Тр. по прикл. ботан. Сер. 1. Вып. 1. 1933. 126 с. — *Вихров В. Е.* Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 132 с. — *Вихров Е. Г.* Строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с типами леса. М.: Гослесбумиздат, 1950. 157 с. — *Гзырян М. С.* Сравнительная эколого-морфологическая характеристика древесины и листа некоторых древесных пород, культивируемых в парковых насаждениях Азербайджана // Тр. Ин-та ботаники АН АзССР, 1959. Т. 21. С. 135—158. — *Дадашева Ш. Г.* Анатомический анализ водопроводящего комплекса вегетативных органов древесно-кустарниковых растений пустынь и полупустынь Азербайджана: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Баку, 1963. 20 с. — *Деревья* и кустарники СССР. М.: Мысль, 1966. 354 с. — *Деревья* и кустарники Северного Кавказа. Нальчик, 1967. 535 с. — *Крамер П. Д., Козловский Т. Т.* Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с. — *Лекявичюс Э. К.* Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 269 с. — *Митропольский А. К.* Элементы математической статистики. Л.: Изд-во ЛТА, 1969. 176 с. — *Современные* проблемы древесиноведения: Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. конф. (22—24 сент. 1981 г.). Воронеж: Коммуна, 1981. 286 с. — *Умаров М. У., Быстрицкая В. В.* Характеристика лучевой ткани древесины барбариса обыкновенного в связи с экологией // Эколого-флористические исследования Северного Кавказа. Нальчик: Изд-во Кабардино-Балкар. ун-та, 1987. С. 95—103. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Принципы систематики древесины // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР. 1948. Т. 5. С. 5—155. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесин. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 338 с. — *Baas P.* The wood anatomical range in *Ilex* (*Aquifoliaceae*) and its ecological and phylogenetic significance // Blumea. 1973. Vol. 91, N 2. P. 193—258. — *Bailey I. W.* The cambium and its derivative tissues. II. Size variations of cambium initials in Gymnosperms and Angiosperms // Amer. J. Bot. 1920. Vol. 7, N 9. P. 355—367. — *Bailey I. W.* The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research // Amer. J. Bot. 1944. Vol. 31, N 7. P. 421—428. — *Bailey I. W.* Evolution of the tracheary tissue of land plants // Amer. J. Bot. 1953. Vol. 40, N 1. P. 4—8. — *Bews J. W.* Plant forms and their evolution in South Africa. London, Longmans, Green et Co., 1925. 199 p. — *Carlquist S.* Ecological strategies of xylem evolution. Berkley: Univ. California Press, 1975. 260 p. — *Carlquist S.* Ecological factors in wood evolution: a floristic approach // Amer. J. Bot.

1977. Vol. 64, N 7. P. 887—896. — *Frost F. H.* Specialization in secondary xylem of Dicotyledons. I. Origin of vessels // Bot. Gaz. 1930. Vol. 89, N 1. P. 67—74. — *Frost F. H.* Specialization in secondary xylem of Dicotyledons. III. Specialization of lateral wall of vessel segment // Bot. Gaz. 1931. Vol. 91, N 1. P. 88—96. — *Webber I. E.* The woods of sclerophyllous and desert shrubs of California // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23, N 3. P. 181—188.

Чечено-Ингушский государственный университет,
Грозный,
Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 V 1989.

УДК 581.54 : 581.14 (235.51)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Н. М. Деева

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДА ПЛАТО ПУТОРАНА

N. M. DEYEVA. SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANTS FROM THE NORTH-WEST OF THE PUTORANA PLATEAU

На основе изучения хода сезонных явлений в растительном мире представлена фитофенологическая периодизация года северо-западной части плато Путорана. Установлены границы отдельных сезонов и подсезонов и определены диагностические критерии. Представлена ритмологическая характеристика растений. Выделены типы растений по ритму развития листового аппарата и темпам прохождения основных генеративных фаз. Проведено сопоставление прохождения фаз вегетативного и генеративного циклов. Выявлены определенные закономерности изменения участия групп растений с разной периодичностью смены листового аппарата по мере поднятия в горы. Дано сравнение темпов сезонного развития растений разных географических элементов.

Сезонные явления в горных районах Крайнего Севера изучены довольно слабо. Фенологическими исследованиями почти не затронуто и плато Путорана. Исключение оставляет работа О. Н. Мироненко (1975), в которой дана подробная характеристика фенологических периодов года центральной части плато Путорана. Имеются краткие сведения о сезонном развитии растительных сообществ северо-запада плато Путорана (Деева, 1982; Деева, Сазанова, 1982).

Плато Путорана, расположенное на северо-западе Среднесибирского плоскогорья, является самой высокой его частью; максимальные высоты — до 1701 м над ур. м., средняя высота — 900—1100 м (Белорусова, 1986).

Север плато Путорана относится к Средне-Сибирской подобласти Сибирской области Субарктического климатического пояса (Алисов, 1956). Среднегодовая температура в северо-западной части плато Путорана по данным ряда ближайших метеостанций равна —9.2÷—10.2 °С (Справочник. . ., 1967). Самый холодный месяц — январь, со среднемесячной температурой воздуха —25.8÷—30.1 °С, самый теплый — июль, с температурой воздуха 12.3—13.7 °С. Абсолютный максимум температуры воздуха 31—32°, абсолютный минимум —58÷—60°. Заморозки возможны в течение всего вегетационного периода, особенно на вершине плато, где летние среднемесячные температуры значительно ниже. Относительная влажность воздуха довольно высока и составляет в среднем за год 77.0 %. Среднегодовое количество осадков, по данным метеостанции Норильск, — 429 мм, по данным метеостанции Лама — 547 мм, половина из них выпадает за 4 месяца теплого периода года. Продолжительность периода со снежным покровом — 218—262 дня. Снежный покров в равнинных частях и долинах района исследования появляется в первой декаде сентября, в горных же частях — нередко в третьей декаде августа. Устойчивый снежный покров образуется в конце сентября—середине октября. Средняя высота снежного покрова около 100 см. Высота снега на крутых горных склонах и на более высоких участках горных тундр на вершине плато колеблется от 0 до 5—6 см, реже до 10—20 см. В местах сильных забоев снега высота его достигает 10—15 м (Попов, Пармузин, 1975).

Значительный перепад высот плато Путорана обусловливает наличие трех хорошо выраженных поясов растительности: лесного (северотаежного), подгольцового и гольцового (горнотундрового). Северотаежный пояс находится на высотах от 50—60 (уровень воды в озерах Лама и Качук) до 200—250 м над ур. м. на склонах северной экспозиции и до 450—500 м на склонах южной экспозиции (Норин, 1986). Подгольцовый пояс поднимается до отметок 500—600 м на северных склонах и до 600—650 м на южных. Выше располагаются горные тундры. В северотаежном поясе основные площади заняты кустарничковыми зеленомошными лиственичниками (*Larix gmelinii*, *L. sibirica*). Еловые леса из *Picea obovata* вкраплены в фон лиственничников очень небольшими участками. Березовые леса (*Betula pubescens* s. l.) распространены на сухих местообитаниях, часто с поверхностным залеганием скальных пород. Лиственничные и березовые редколесья в районе исследования занимают небольшие площади. В подгольцовом поясе абсолютно господствуют кустарниковые заросли из *Alnus fruticosa*. Ольховые заросли прерываются разного рода горнотундровыми группировками и каменистыми россыпями. В ложбинах стока (на влажных участках) встречаются фрагменты ивняков (*Salix lanata*, *S. lapponum*, *S. hastata* и др.). На склонах гольцового пояса горные тундры встречаются лишь небольшими участками, основные массивы тундр расположены на горизонтальной поверхности плато (высота 950—1000 м над ур. м.). Здесь широко распространены тундры с несомкнутым растительным покровом — куртинные и пятнистые тундры; на влажных участках нередки осоковые тундровые группировки с сомкнутым растительным покровом. Основные ценообразователи горных тундр — *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Salix polaris*.

В соответствии с почвенно-географическим районированием СССР (Почвенно-географическое районирование. . ., 1962) Путоранская горная почвенная провинция входит в состав северотаежной подзоны глеево-мерзлотных почв Восточно-Сибирской мерзлотно-таежной области. В северо-западной части плато Путорана в лесном и подгольцовом поясах наиболее распространенными являются мелкоземистые щебнистые почвы, развитые в условиях хорошего дренажа на элюво-делювии траппов (Березовский, 1986).

Изучение сезонного развития растений и сообществ разных высотных поясов, проводившееся с 1978 по 1981 г., являлось составной частью комплексных исследований, осуществляемых сотрудниками Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в северо-западной части плато Путорана.

Фенологические исследования проводили в районе исследования на участках в разных высотных поясах с интервалом в 2—4 дня по методике И. Н. Бейдеман (1974). В северотаежном поясе фенонаблюдения велись в бруснично-голубично-зеленомошном лиственничнике с подлеском из *Alnus fruticosa*, кустарничково-лишайниковом лиственничном редколесье с *Alnus fruticosa* и *Betula nana*, кустарничково-лишайниковом березовом криволесье; в подгольцовом поясе — в кустарничково-моховом комплексном ольховнике; в гольцовом поясе — в куртинной и пятнистой дриадовых тундрах, кассиопово-дриадовой и осоковой тундрах.

Кроме того, осуществлялись регулярные наблюдения по вертикальным фенологическим профилям, проложенным на склонах разных экспозиций. Диагностика фенологических фаз проводилась по общепринятым методикам (Бейдеман, 1954; Булыгин, 1974, 1976; Елагин, 1976; Елагин, Лобанов, 1979).

В связи со слабой изученностью вопроса фитофенологической периодизации года в горных экосистемах Крайнего Севера на основании фенологических наблюдений в северо-западной части плато Путорана проведено подразделение вегетационного периода на отдельные сезоны и дана их характеристика. Для выполнения фитофенологической периодизации были использованы положения, предложенные Н. Н. Галаховым (1959, 1964), Г. Э. Шульцем (1967), Т. Н. Буториной (1979).

Фенологические сезоны представляют собой этапы года, внутри которых явления живой и неживой природы протекают в определенном, специфическом для этого этапа комплексе (Мкртчян, Айрапетян, 1982). Каждый сезон вегетационного периода характеризуется определенной напряженностью климатических факторов, соотношением процессов роста и отмирания, характером развития вегетативной и генеративной сфер растений. На основе проведенных наблюдений установлены границы фенологических сезонов и подсезонов, а для каждого подсезона определены диагностические критерии.

Результаты исследования выявили сходство в протекании сезонных явлений в растительном мире северотаежного и подгольцового поясов. Существенной разницы в сроках наступления и окончания отдельных сезонов и подсезонов между этими высотными поясами не обнаружено. В то же время отмечены значительные сдвиги в сроках весенних и осенних подсезонов в горных тундрах гольцового пояса.

Весенний сезон охватывает период от возобновления растениями вегетации до полного развертывания листвы (конец мая—начало июня). Он включает 3 подсезона.

Ранневесенний подсезон в северотаежном и подгольцовом поясах начинается в последнюю декаду мая и заканчивается в первой декаде июня, в горных тундрах на вершине плато — с 15 по 25 июня. Термическая граница между зимним и весенним сезонами — переход среднесуточных температур через нуль, максимальные температуры воздуха в течение ранневесеннего подсезона могут достигать 5—7 °С, минимальные постепенно приближаются к нулю. Выбор нулевой температуры обусловлен тем, что ассимилирующий аппарат растений Крайнего Севера может успешно работать при сравнительно низких температурах. Так, у многих растений о-ва Врангеля потенциальная интенсивность фотосинтеза при температуре от 0 до 5 °С может достигать 30—40 % от величины, найденной в зоне температурного оптимума (20—25°) (Герасименко, 1973, 1974).

Ранневесенний подсезон — пора таяния снега и талых вод. В наиболее прогреваемых местах — возобновление вегетации, в первую очередь у тех растений, у которых после перезимовывания частично или полностью сохраняются зеленые листья.

Средневесенний подсезон — в двух нижних поясах длится с 10 до 20 июня, в горных тундрах гольцового пояса — на протяжении последних 5 дней этого месяца. По многолетним данным, устойчивый переход среднесуточной температуры через 5 °С (по данным ближайшей метеостанции Лама) приходится на 12 июня. Оттаивают мерзлые почвы. Фенологическая граница между ранне- и средневесенними подсезонами — начало зеленения лиственниц. Раскрываются почки у *Betula pubescens*, *Alnus fruticosa*. В лесных сообществах района исследования в первую очередь начинают раскрываться почки растений верхних ярусов. Постепенно происходит раскрытие почек и развертывание ростовых процессов у большинства видов растений северотаежного и подгольцового поясов. К середине подсезона раскрываются почки у *Ribes triste*, *Betula nana*. Набухают почки кустарничков. Появляются первые листья у осок и злаков. Первой зацветает *Alnus fruticosa*, чуть позже — *Betula pubescens*. Зацветают ивы, начинают пылить плауны. К концу подсезона начинается интенсивное развертывание и отрастание листьев *Betula pubescens*, *Alnus fruticosa*, *Betula* *nana*. Отдельные листья у березы достигают в длину 1.5—2 см, у ольхи — 3—3.5 см. Средняя длина хвои *Larix sibirica* в зеленомошных лиственничниках достигает 10 мм. В последние дни подсезона начинают раскрываться единичные почки у кустарничков.

Поздневесенний подсезон — в северотаежном и подгольцовом поясах длится на протяжении третьей декады июня, в горных тундрах гольцового пояса — на протяжении первых пяти дней июля. Отмечается дальнейшее повышение температуры. Ночные заморозки редки. Возможны снегопады, но снег обычно не лежит. Происходит подвижка льда на озерах. Заметно возрастает скорость оттаивания почв. Этот подсезон — пора интенсивного роста. Феноиндикатор наступления подсезона — зеленение *Betula nana*. Раскрываются почки у *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, развертываются листья у *Vaccinium uliginosum*. Происходит интенсивный рост листьев деревьев и кустарников. По сравнению с другими древесными породами значительно позже раскрываются почки у *Picea obovata*. Бо́льшая часть растений вступает в генеративный цикл. В этот период зацветают *Salix hastata*, *S. saxatilis*, *Eriophorum vaginatum*, *E. angustifolium*, *Draba pilosa*, *Ranunculus sulphureus*, *Arabis petraea* subsp. *umbrosa*, *Viola uniflora*, *Oxytropis nigrescens*. На вершине плато в это время наблюдается массовое возобновление вегетации. В кустарничковых тундрах раньше других зацветает *Novosieversia glacialis*. Вслед за ней приступают к цветению *Nardosmia gmelinii*, *N. glacialis*. В осоковых тундрах первыми зацветают пушицы. Быстрое вступление тундровых растений в генеративный цикл обеспечинает заблаговременное заложение почек и высокая степень их дифференциации (Sörensen, 1941; Гаврилюк, 1961; Вихирева-Василькова, 1962; Hodgson, 1966; Деева, 1980).

Летний сезон — от полного развертывания листьев до появления осеннего расцвечивания. Длится от начала июля до середины августа. Включает 3 подсезона.

Раннелетний подсезон — очень короткий, в двух нижних высотных поясах длится на протяжении первой декады июля, в гольцовом поясе — с 5 по 10 июля. Начало лета — это наступление безморозного периода. Термический критерий подсезона — устойчивый переход среднесуточных температур воздуха через 10 °С. Максимальная температура воздуха составляет 25 °С, минимальная — не ниже 3—5 °С. Индикатором начала лета может служить зацветание *Betula nana*. Почти в это же время появляются первые цветущие экземпляры *Ribes triste*. Буторина (1979) начало лета в Красноярском крае датирует с момента зацветания шиповника — зонального панареального феноиндикатора. В районе нашего исследования, находящемся в северной части этого края, первые цветущие экземпляры *Rosa acicularis* на южных склонах подгольцового пояса были отмечены 7 июля, в лесном поясе шиповник зацветает позже, в начале третьей декады июля.

Характерная черта раннего лета — резкое ускорение ростовых процессов на фоне значительного улучшения термических условий. Происходит интенсивное накопление фитомассы. Среднесуточный прирост годичных побегов *Betula pubescens* может достигать в этот период 5—9 мм, побегов *Alnus fruticosa* — 1.5—2.5 мм, побегов доминирующих кустарничков — 1.5—3.0 мм. Резко возрастает число цветущих видов во всех высотных поясах. Зацветают *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Carex ericetorum* subsp. *melanocarpa*, *Hierochloë alpina*, *Arabis petraea* subsp. *umbrosa*, *Saxifraga nivalis*, *Erysimum pallasii*, *Trollius asiaticus*, *Viola uniflora*. На каменистых склонах подгольцового пояса наблюдаются яркие красочные аспекты. Несмотря на позднее возобновление вегетации растений в горных тундрах на вершине плато, здесь уже в начале лета много цветущих растений. В кустарничковых тундрах цветут *Parrya nudicaulis*, *Eritrichium villosum*, *Lloydia serotina*, *Salix polaris*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*. В осоковых тундрах зацветают *Caltha arctica*, *Salix reptans*, *Lagotis minor*, *Carex fuliginosa* subsp. *misandra*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*.

Среднелетний подсезон во всех высотных поясах длится на протяжении второй и третьей декад июля. Как правило, это наиболее теплый период года. Высоки и относительно устойчивы как дневные, так и ночные температуры. Среднесуточная температура воздуха редко опускается ниже 10 °С, в основном она держится выше 15 °С, в отдельные дни поднимается до 25—30 °С. Минимальная температура воздуха редко опускается ниже 5 °С. Среднесуточная температура почвы на глубине 5 см в лиственничных лесах в отдельные дни достигает 15—17 °С. Во второй половине июля скорость оттаивания почв снижается, уровень мерзлоты опускается до глубины, близкой к максимальной. Полное освобождение озер ото льда происходит обычно в середине июля. И в этот теплый период лета возможно временное выпадение снега на вершинах гор. Так, в 1981 г. в верхней части гор снег выпал 15 июля. Среднесуточная температура воздуха в нижней части лесного пояса составила в это время 9.6 °С.

О начале полного лета сигнализирует начало массового цветения *Vaccinium uliginosum* в лесном и подгольцовом поясах, в тундровых сообществах в это время — пик цветения *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, создающих красочный белый аспект. Буторина (1979) за начало полного лета для Красноярского края принимает начало созревания красной смородины. По данным наших наблюдений, появление первых зрелых ягод *Ribes triste* в северо-западной части плато Путорана в годы с теплым летом отмечено в самых последних числах июля, в годы с холодным летом — к началу второй декады августа. Таким образом, созревание смородины происходит уже в позднелетье.

В середине лета скорость ростовых процессов у большинства видов растений снижается. Период высокой интенсивности роста заканчивается к 10—15 июля, и на протяжении второй половины этого месяца рост растений завершается. Период роста у листопадных кустарничков и некоторых зимне-летнезеленых кустарничков короче, чем у травянистых многолетников. В первых числах августа заканчивается рост побегов *Betula pubescens*, *B. nana*. К этому времени фитомасса как отдельных растений, так и сообществ в целом достигает максимальных величин.

В среднелетье отмечено наибольшее количество цветущих видов растений. Цветение голубики в лесных ценозах наблюдается на протяжении второй декады июля. Брусника зацветает на несколько дней позже, период ее цветения более продолжительный. Еще более длительно цветение багульника. В середине подсезона отмечено и массовое цветение *Pyrola rotundifolia*. Кроме перечисленных видов в названный период зацветают *Trientalis europaea*, *Boschniakia rossica*, *Cardamine macrophylla*, *Linnaea borealis*, *Rosa acicularis*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Cerastium mutabile* subsp. *alpinum*, *Veronica longifolia*, *Silene tenuis* subsp. *paucifolia*, *Rubus arcticus*, *Myosotis suaveolens* subsp. *asiatica*. На каменистых осыпях северотаежного и подгольцового поясов зацветают *Juniperus sibirica*, *Spiraea media*, *Minuartia arctica*, *Phlojodicarpus villosus*. В горнотундровых сообществах на вершине плато кроме *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona* цветут *Saxifraga nelsoniana*, *S. bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*, *Minuartia macrocarpa*. К концу среднелетнего подсезона количество вновь зацветающих видов резко падает, особенно в северотаежном поясе.

Позднелетний подсезон во всех высотных поясах длится с 1 по 15—20 августа. Температуры воздуха и почвы в этот период снижаются. В отдельные годы позднелетний подсезон может быть почти таким же теплым, как и среднелетний. Ростовые процессы растений в основном завершены. Усиливаются процессы отмирания, запасы зеленой фитомассы начинают снижаться. Отмечаются первые признаки осеннего расцвечивания. Феноиндикатором наступления подсезона может служить самое первое появление осенней окраски у *Betula pubescens*, зацветание *Campanula rotundifolia* subsp. *langsdorffiana*. Подавляющее количество растений находится в фазе созревания семян и плодов. В позднелетье большее количество цветущих видов — в подгольцовом поясе, в северотаежном они единичны. В этот период цветут *Arnica iljinii*, *Erigeron eriocephalus*, *Aster alpinus*, *Saussurea parviflora*, *S. tilesii*, *Hieracium robustum*, *Senecio resedifolius*, *Arctagrostis latifolia*, *Stellaria ciliatosepala*, *Thymus reverdattoanus*.

Вызревают ягоды шикши, голубики, морошки, малины. В местах, поздно освобождающихся от снега, — разгар цветения растений.

Осенний сезон — с 15—20 августа до конца сентября. Охватывает период от массового осеннего расцвечивания листьев до появления устойчивого снежного покрова. По особенностям термического режима и состоянию растительности выделяются два подсезона.

Раннеосенний подсезон — с 15—20 августа до первых чисел сентября, в горных тундрах на вершине плато — с 15 по 25 августа. Термическая граница начала осени — переход среднесуточных температур воздуха через 5 °С. В конце августа на вершине плато может появиться снежный покров. Наблюдается массовое осеннее расцвечивание растений. Цветущие растения немногочисленны. В конце августа начинают созревать ягоды у брусники. Начинается листопад кустарников и кустарничков.

Позднеосенний подсезон — с 5 сентября почти до конца этого месяца, в горных тундрах гольцового пояса — с 25 августа по 10 сентября. Среднесуточные температуры близки к нулю. Снежный покров сохраняется иногда на протяжении нескольких дней. Массовый листопад кустарничков, кустарников и деревьев. Быстрыми темпами идет отмирание травянистых растений. Продолжается рассеивание созревших семян. Вегетация растений завершается. Заканчивается период образованием устойчивого снежного покрова.

Зимний сезон — самый продолжительный в районе исследования (с последней декады сентября до последних чисел мая). Характеризуется поступлением наименьшего количества солнечной радиации. Зимний период начинается с перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°.

Растения находятся в состоянии покоя. Облик ландшафта определяет устойчивый снежный покров.

Район исследования характеризуется быстрой сменой сезонов и подсезонов года. Наиболее кратковременны весенние и раннелетний подсезоны (10—15 дней). Остальные подсезоны длятся 20—25 дней. Сроки наступления и продолжительность сезонов определяются термическим режимом и значительно варьируют от года к году. Изучение фитофенологической структуры теплого времени года выявило, что во всех высотных поясах осенняя и весенняя вегетации составляют 25—30 % от длительности вегетационного периода, летняя — 40—45 %.

В летние месяцы с возрастанием высоты над уровнем моря среднемесячные температуры понижаются на 0.5—0.7° на каждые 100 м (Справочник. . ., 1967). В связи с этим по мере поднятия в горы, особенно по северным склонам, сроки наступления весенних явлений запаздывают, по южным же склонам сезонные процессы в северотаежном и подгольцовом поясах протекают сходным образом. Как отмечает А. И. Земцова (1975), на плато Путорана склоны крутизной 20°, обращенные на юг, в летнее время выигрывают по сравнению с горизонтальной поверхностью от 5 до 25 % суточных сумм радиационного баланса. В это же время на северных склонах такой же крутизны радиационный баланс на 15—30 % ниже, чем на горизонтальной поверхности. Разница в сроках прохождения фенологических фаз у растений северных и южных склонов составляет от нескольких дней до двух недель, при этом от начала к концу вегетационного периода эти различия сглаживаются, т. е. весенние явления продвигаются в горы медленнее, чем более поздние.

Характеристика растений по темпам сезонного развития

Характер сезонного развития является одним из важнейших признаков растительных сообществ. Ритм развития сообществ определяется ритмологическими особенностями слагающих сообщество видов, поэтому пониманию характера их сезонного развития способствует изучение типов растений по ритмам их развития. Ритмологическая структура растительных сообществ заключает важные аспекты экологической информации, указывает на своеобразие их экологической обстановки (Голубев, 1982).

Наиболее детальная классификация феноритмотипов растений разработана И. В. Борисовой (1972).

Типы растений по ритму развития листового аппарата.

По продолжительности жизни и периодичности смен листового аппарата растения района исследования объединены в 3 группы.

1. Многолетнезеленые, или вечнозеленые, растения. Эта группа включает следующие виды: *Picea obovata*, *Juniperus sibirica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Cassiope tetragona*, *Chamaedaphne calyculata* и др.

2. Зимне-летнезеленые растения. Эта группа объединяет многие осоки, пушицы, ожики, злаки, а также *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *S. nivalis*, *Minuartia arctica*, *M. biflora*, *M. macrocarpa* и другие виды.

3. Летнезеленые растения. В эту группу входит большинство видов района. Почти во всех исследуемых сообществах преобладают летнезеленые растения, на долю которых приходится 42.9—61.7 % от общего количества видов сообщества (см. таблицу).

Соотношение видов с разной периодичностью смен листового аппарата в растительных сообществах разных высотных поясов, %

Название сообщества	Группа растений		
	многолетнезеленые	зимне-летнезеленые	летнезеленые
Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник с подлеском из *Alnus fruticosa*	30.8	15.4	53.8
Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *Alnus fruticosa* и *Betula nana*	25.0	25.0	50.0
Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье	33.4	22.2	44.4
Кустарничково-моховой комплексный ольховник	11.8	26.5	61.7
Пятнистая дриадовая тундра	5.3	42.1	52.6
Кассиопово-дриадовая тундра	7.1	50.0	42.9
Осоковая тундра	0	50.0	50.0

Выявляются определенные закономерности в изменении роли вечнозеленых и зимне-летнезеленых растений в сообществах по мере поднятия в горы. Результаты проведенного исследования показали, что снизу вверх по высотному профилю доля вечнозеленых растений снижается. Наиболее высокий процент растений этой группы отмечен в лесных сообществах (25.0—33.4 %), несколько ниже в подгольцовых ольховниках (11.8 %) и самый низкий — в кустарничковых тундрах на вершине плато (5.3—7.1 %). В осоковых тундрах растения этой группы отсутствуют. И. Г. Серебряков (1961, 1962, 1963, 1964 и др.), изучавший ритм сезонного развития растений разных ботанико-географических зон, отметил, что при продвижении с юга на север в сообществах уменьшается доля вечнозеленых растений. Подобное явление наблюдается и в горных районах Севера при продвижении от нижнего высотного пояса с наиболее благоприятными термическим и снеговым режимами к верхнему, где условия для развития растений наиболее суровы.

На северо-западе плато Путорана по мере поднятия в горы снижение роли вечнозеленых растений сопровождается возрастанием роли зимне-летнезеленых растений. Оказалось, что в горных тундрах гольцового пояса доля зимне-летнезеленых растений в 2 с лишним раза больше, чем в лесных сообществах северотаежного пояса.

Среди древесных пород первыми зацветают летнезеленые *Larix gmelinii*, *L. sibirica*, *Betula pubescens*. Единственный представитель вечнозеленых — *Picea obovata* — зацветает позже. Почти все кустарники, произрастающие в районе исследования, являются летнезелеными растениями. Наиболее рано зацветают *Alnus fruticosa*, *Betula nana*, *Ribes triste*, виды рода *Salix*. В середине лета цветут *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*, *Spiraea media*, *Rosa acicularis* и другие виды. Отсутствуют кустарники, цветущие в позднелетний подсезон. Среди кустарничков наиболее раноцветущими являются летнезеленые. Основная часть кустарничков, среди которых заметное место занимают вечнозеленые, цветет в середине лета. Нет кустарничков, зацветающих в позднелетний подсезон.

Типы растений по темпам прохождения фаз генеративного цикла

Для выделения фенологических групп в первую очередь следует принимать во внимание данные по времени зацветания растений, которые, будучи коррелятивно связаны с остальными фенофазами, в известной мере представляют последние (Зайцев, 1978).

На основе анализа последовательности зацветания растений района исследования было выделено 4 группы растений. В каждую из выделенных групп объединялись растения, зацветающие на протяжении одного фитофенологического подсезона.

1. Весенние растения. Эта группа немногочисленна — *Alnus fruticosa*, *Betula pubescens*, *Novosieversia glacialis*, *Nardosmia glacialis*, *Salix hastata*, *S. saxatilis*, *Eriophorum vaginatum*, *Draba pilosa*, *Erysimum pallasii* и другие виды.
2. Раннелетние растения — *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Ribes triste*, *Hierochloë alpina*, *Parrya nudicaulis*, *Caltha arctica*, *Saxifraga nivalis*, *Betula nana*, *Trollius asiaticus*, *Pedicularis oederi* и другие виды.
3. Среднелетние растения — *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Dryas octopetala*, *Rosa acicularis*, *Minuartia arctica*, *Atragene sibirica*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Pyrola rotundifolia*, *Cassiope tetragona*, *Pedicularis sudetica*, *Rubus arcticus* и др.
4. Позднелетние растения — *Arnica iljinii*, *Erigeron eriocephalus*, *Aster alpinus*, *Saussurea tilesii*, *Arctagrostis latifolia*, *Campanula rotundifolia* subsp. *langsdorffiana*, *Stellaria ciliatosepala* и другие виды.

Количество групп по срокам зацветания определяет и количество групп, выделенных по срокам начала плодоношения. При этом каждая из этих групп объединяет почти все те же виды, что и соответствующая группа по срокам зацветания.

По продолжительности периода цветения выделены 3 группы растений.

1. Короткоцветущие (период цветения до 10 дней) — *Betula pubescens*, *B. nana*, *Ribes triste*, *Arctostaphylos alpina*, *Caltha arctica*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix hastata*, *S. polaris* и другие виды.
2. Растения со средней продолжительностью цветения (10—20 дней) — *Alnus fruticosa*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Pyrola rotundifolia*, *Calamagrostis purpurascens*, *Parrya nudicaulis*, *Cassiope tetragona*, *Minuartia arctica*, *Arnica iljinii* и другие виды.

3. Длительноцветущие растения (>20 дней) — *Campanula rotundifolia* subsp. *langsdorffiana*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *Stellaria ciliatosepala*, *Pachypleurum alpinum*, *Rubus arcticus* и другие виды.

В зависимости от продолжительности периода созревания плодов выделены 3 группы растений.

1. Быстросозревающие растения (с периодом созревания плодов в теплые годы — до 15—20 дней) — *Thymus reverdattoanus*, *Arnica iljinii*, *Aster alpinus*, *Minuartia arctica*, *Dryas octopetala* и некоторые другие.

2. Растения со средней продолжительностью созревания (около одного месяца). Эта группа растений наиболее многочисленна — *Salix hastata*, *S. polaris*, *S. saxatilis*, *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis purpurascens*, *Vaccinium uliginosum*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*, *S. nivalis*, *Eritrichium villosum*, *Eriophorum angustifolium*, *Pedicularis sudetica* и другие виды.

3. Длительносозревающие растения (период созревания 1—2 месяца) — *Alnus fruticosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Pyrola rotundifolia*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Parrya nudicaulis*, *Carex umbrosa* subsp. *sabynensis* и др.

Для лучшего понимания ритмологических особенностей растений определенный интерес представляет сопоставление фенологических фаз развития вегетативных и генеративных органов, при этом наиболее важно проанализировать сопряженность вегетативных фаз с центральной фазой генеративного цикла — фазой цветения.

Отнесение растений исследуемых сообществ к 3 группам, выделяемым по состоянию листового аппарата в период цветения растений, показало, что растения, цветущие до образования листьев, в нашем районе, как и в других, немногочисленны. Представители этой группы — *Alnus fruticosa*, *Salix pulchra* и некоторые другие виды ив, *Eriophorum vaginatum*. В лесных ценозах северотаежного пояса наиболее многочисленна группа растений, цветущих в период облиствения (*Larix gmelinii*, *L. sibirica*, *Betula pubescens*, *B. nana*, *Ribes triste*, представители рода *Carex* и ряд других видов). В подгольцовых ольховниках наиболее представительна группа растений, цветущих после облиствения. Представители третьей группы — *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*, *Pachypleurum alpinum*, *Phlojodicarpus villosus*, *Aster alpinus*, *Erigeron eriocephalus*, *Senecio resedifolius*, *Saussurea resedifolius*, *S. parviflora*, *S. tilesii*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa pratensis* и другие виды. Анализ распределения растений данных групп по вертикальным ярусам лиственничных лесов и редколесий показал, что верхний, древесный, ярус образован породами, цветущими в период образования листового аппарата; верхний подъярус кустарникового яруса — видом, цветущим до образования листьев, нижний же подъярус — представителями всех 3 групп; травяно-кустарничковый ярус — видами второй и третьей групп.

В лиственничных лесах района стационара значительную долю составляют анемофильные растения, цветение которых происходит в начале развертывания листьев, в период наиболее интенсивного ветрового режима. Видимо, в процессе длительной эволюции у этих растений выработалась определенная сопряженность в прохождении фаз вегетативного и генеративного циклов, обеспечивающая их более надежное опыление. В лесных сообществах почти совсем отсутствуют специализированные энтомофильные растения; ряд видов растений с цветками неспециализированного энтомофильного типа обладает высокой ценотической активностью (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, в меньшей степени *Ledum palustre*). Эти виды растений цветут в наиболее благоприятный по погодным условиям период полного лета, когда облиствение их завершается и скорость ветра ослабевает. Для энтомофильных растений сопряженность вегетативных и генеративных фаз в ходе сезонного развития, очевидно, не имеет той роли, как для анемофильных растений. В подгольцовых ольховых комплексах, а также в различных группировках на каменистых осыпях лесного и подгольцового поясов, на склонах долинок горных ручьев заметно возрастает доля энтомофильных растений. Большинство растений со специализированными длиннотрубчатыми зигоморфными цветками зацветает в середине лета (и лишь единичные представители этой группы зацветают в ранне- и позднелетний подсезоны). Растения этой группы зацветают после образования листового аппарата. В вышеназванных фитоценозах и группировках, для которых характерна смена нескольких красочных аспектов, возрастает численность и ценотическая значимость растений с неспециализированными актиноморфными цветками. Как отмечает ряд исследователей (Чернов, 1978; Ходачек, 1980, и др.), для этих растений тундровой зоны характерно опыление одновременно многими способами.

Определенный интерес представляет сравнение темпов сезонного развития растений разных географических элементов. Во флоре стационара преобладают арктоальпийские (121) и бореальные (81) виды. К последней весьма близка по типу ареалов гипарктобореальная группа (48). Арктическую и гипарктическую группы составляют 30 видов (Кожевников, 1986). В лиственничных лесах района исследования преобладают бореальные и гипарктобореальные виды, в лиственничных редколесьях также преобладают представители этих групп, но здесь возрастает роль арктоальпийских видов. В подгольцовых ольховых комплексах на первом месте — арктоальпийские виды, но еще высока доля гипарктобореальных, бореальных и гипарктических видов. В кустарничковых тундрах гольцового пояса преобладают представители арктоальпийской группы, представители других групп немногочисленны или единичны. В осоково-моховых тундрах преобладают арктоальпийские и арктогипарктические виды.

Сопоставление сезонного развития растений разных географических элементов показало, что каждый такой элемент включает растения с разными ритмами развития, в том числе и с разными сроками зацветания. Выявление роли растений отдельных географических элементов в пределах групп, выделенных по срокам зацветания, показало, что во всех фенологических группах наибольший процент составляют арктоальпийские и бореальные виды, при этом самый высокий процент арктоальпийских видов отмечен среди весенних растений, а самый высокий процент бореальных видов — среди позднелетних. Гипарктические виды почти совсем отсутствуют в группе весенних растений. Н. Г. Москаленко (1966), изучавшая сезонное развитие фитоценозов лесотундры в окрестностях г. Норильска, отмечает, что в данном районе раньше других зацветают арктические и арктоальпийские виды, бореальные же виды отличаются более поздним зацветанием. Гипарктические виды по срокам зацветания занимают промежуточное положение.

В заключение отметим, что своеобразие сезонной структуры года в северо-западной части плато Путорана проявляется в кратковременности отдельных подсезонов теплого времени года, особенно весенних и раннелетнего, длящихся всего 5—15 дней. При этом почти все подсезоны в горных тундрах гольцового пояса протекают быстрее, чем в нижних высотных поясах.

Сравнение растительных сообществ разных высотных поясов по ряду проанализированных признаков обнаруживает как известное сходство между ними, так и определенные различия. Анализ растений исследуемых сообществ по ритму развития ассимиляционного аппарата показал, что почти во всех сообществах преобладают летнезеленые растения. Показано, что от нижнего высотного пояса к верхнему в растительных сообществах снижается доля вечнозеленых растений и возрастает доля зимне-летнезеленых.

Изучение сопряженности фаз вегетативного и генеративного циклов растений выявило, что в лесных фитоценозах северотаежного пояса преобладают растения, цветущие в период облиствения, в растительных же сообществах и группировках подгольцового пояса наиболее многочисленна группа растений, цветущих после облиствения. Растении, цветущие до образования ассимиляционного аппарата, немногочисленны.

В лесных фитоценозах заметную долю составляют анемофильные растения, очень мало специализированных энтомофильных растений. В сообществах подгольцового пояса доли энтомофильных растений заметно возрастает.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с. — *Бейдеман И. Н.* Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1954. 131 с. — *Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с. — *Белорусова Ж. М.* Геологическое строение и рельеф // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 7—13. — *Березовский В. А.* Почвы // Там же. С. 13—26. — *Борисова И. В.* Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5—48. — *Булыгин Н. Е.* Дендрология: Фенологические наблюдения над хвойными породами. Л.: Изд-во ЛТА, 1974. 81 с. — *Булыгин Н. Е.* Дендрология: Фенологические наблюдения над лиственными древесными растениями. Л.: Изд-во ЛТА, 1976. 69 с. — *Буторина Т. Н.* Биоклиматическое районирование Красноярского края. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1979. 231 с. — *Вихирева-Василькова В. В.* О почках возобновления арктических растений // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 8. С. 1141—1151. — *Гаврилюк В. А.* Формирование цветка у некоторых растений юго-востока Чукотки // ДАН СССР. 1961. Т. 137, № 2. С. 448—450. — *Галахов Н. Н.* Изучение структуры климатических сезонов года. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 183 с. — *Галахов Н. Н.* Фенология климатического режима // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 6. С. 773—785. — *Герасименко Т. В.* Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о. Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 4. С. 493—504. — *Герасименко Т. В.* Эколого-физиологическое исследование фотосинтеза растений о. Врангеля: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1974. 33 с. — *Голубев В. Н.* Методические особенности фенологических наблюдений за растениями в составе зонально-поясных типов растительности // Сезонная ритмика природы горных областей: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982. С. 60—61. — *Деева Н. М.* Сезонное развитие растений и растительных сообществ Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980. С. 59—96. — *Деева Н. М.* Сезонное развитие растительных сообществ северо-запада плато Путорана // Сезонная ритмика природы горных областей: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982. С. 47—48. — *Деева Н. М., Сазанова Н. А.* Сезонное развитие растений горных тундр северо-запада плато Путорана // VIII Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий». III. Экология и физиология высокогорных растений: Тез. докл. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1982. С. 14. — *Елагин И. Н.* Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск: Наука. 1976. 230 с. — *Елагин И. Н., Лобанов А. И.* Атлас-определитель фенологических фаз растений. М.: Наука, 1979. 95 с. — *Зайцев Г. Н.* Фенология травянистых многолетников. М.: Наука, 1978. 149 с. — *Земцова А. И.* Типы погоды // Путоранская озерная провинция. Новосибирск: Наука, 1975. С. 19—31. — *Кожевников Ю. П.* Сосудистые растения // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 45—77. — *Мироненко О. Н.* Сезоны года в центральных Путоранах // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. Красноярск: Изд-во СО АН СССР, 1975. С. 140—173. — *Мкртчян Р. С., Айрапетян Ф. П.* Продолжительность естественных сезонов года в Армянской ССР // Сезонная ритмика природы горных областей: Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982. С. 19—20. — *Москаленко Н. Г.* Сезонное развитие некоторых фитоценозов лесотундры Средней Сибири. По материалам района Норильска: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1966. 20 с. — *Норин Б. Н.* Леса // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 168—209. — *Попов Е. А., Пармузин Ю. П.* Водный режим рек и озер Норильского района // Путоранская озерная провинция. Новосибирск: Наука, 1975. С. 32—56. — *Почвенно-географическое* районирование СССР (в связи с сельскохозяйственным использованием земель). М.: Изд-во АН СССР, 1962. 422 с. — *Серебряков И. Г.* Ритм сезонного развития растений хибинских тундр // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 5. С. 78—97. — *Серебряков И. Г.* Ритм сезонного развития растений Приполярного Урала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67, вып. 3. С. 65—81. — *Серебряков И. Г.* Некоторые данные о ритме сезонного развития растений долины р. Пясины в ее нижнем течении // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68, вып. 2. С. 77—90. — *Серебряков И. Г.* Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 5. С. 62—75. — *Справочник* по климату СССР. Вып. 21. Красноярский край и Тувинская АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 230 с. — *Ходачек Е. А.* К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980. С. 105—117. — *Чернов Ю. И.* Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр Западного Таймыра и их роль в опылении растений // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 264—290. — *Шульц Г. Э.* Фенологические явления лесотундры и перспективы их дальнейшего изучения // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Л.: Изд-во АН СССР, 1967. Вып. 7. С. 42—50. — *Hodgson H. J.* Floral initiation in Alascan *Gramineae* // Bot. Gaz. 1966. Vol. 127, № 1. P. 64—70. — *Sörensen T.* Temperature relations and phenology of the Northeast Greenland flowering plants // Medd. om Grönland. 1941. Bd 125, N 9. P. 1—305.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 III 1989.

УДК 502.75 : 581.9

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

А. В. Полянская

ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ДЕЛЬТЫ РЕКИ САМУР ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

A. V. POLYANSKAYA. CHANGES OF SPECIES COMPOSITION OF VEGETATIVE COMMUNITIES IN THE SAMUR RIVER DELTA UNDER THE IMPACT OF ANTHROPOGENIC FACTORS

С помощью коэффициента Жаккара и меры Симпсона оцениваются изменения в видовом составе растительных сообществ дельты р. Самур, произошедшие за последние десятилетия.

В 1987 г. лаборатория экологии Института водных проблем АН СССР проводила исследования дельтовых экосистем западного побережья Каспийского моря. Частью этой работы было выяснение состояния растительного покрова дельты р. Самур, расположенной на пограничной территории Азербайджана и Дагестана. Для этой цели использовали несколько показателей, одним из которых является флористический состав сообществ. Произошедшие изменения оценивали путем сравнения геоботанических описаний, сделанных П. П. Соловьевой в начале 60-х годов и повторенных нами. Более ранние данные не использовались, во-первых, потому что они носят общий характер (если и были сделаны конкретные описания, то они не сохранились); и, во-вторых, потому что растительный покров дельты р. Самур до середины XX в. хотя и испытывал антропогенное воздействие, но не настолько сильное, чтобы в нем произошли какие-то значительные изменения, поэтому можно условно принять, что еще 30 лет назад он находился в естественном, нетронутом или слабонарушенном состоянии.

Начало интенсивного освоения природных ресурсов данной территории относится к концу 50-х годов. Оно связано прежде всего со строительством Самурского гидроузла в 1957 г., с помощью которого происходит водозабор и распределение речного стока на орошаемые поля; а также в связи с развитием лесного хозяйства и скотоводства. Растущие в дельте Самура лиановые леса стали недополучать столь необходимые для их существования речные паводковые воды; водное питание их ухудшилось и в связи с понижением уровня грунтовых вод, и исчезновением родниковых речек и ручьев, что также обусловлено антропогенным изменением гидрологического режима в пределах дельты Самура. Страдают леса от нерационального ведения лесного хозяйства и чрезмерного выпаса. В результате рубок и сведении лесов под сельскохозяйственные земли площадь их значительно сократилась. С каждым годом возрастает и рекреационная нагрузка.

Изменения в растительном покрове коснулись его состава, структуры, продуктивности, запасов фитомассы, способности к естественному возобновлению и многих других сторон. Может быть, не самые значительные, но самые яркие и часто необратимые изменения произошли во флористическом составе сообществ лесных биогеоценозов дельты р. Самур. Для количественной оценки этих изменений нами использовались коэффициент общности Жаккара K_1 и мера Симпсона K_2, по величине которой можно судить, насколько один вариант упрощен по сравнению с другим.

$$K_1 = \frac{c}{a+b-c},$$

$$K_2 = \frac{c}{b},$$

при условии, что $b < a$, где, a, b — число видов в сообществах, c — число общих видов.

Эти коэффициенты широко применяются в современной геоботанике и биогеоценологии для сравнения флористического состава сообществ, существующих в одно время, но разделенных пространственно. Нам кажется вполне правомочным и целесообразным использовать их и для сравнения сообществ, произрастающих на одном и том же месте, но в разное время. Зная, сколько лет прошло между первоначальным и повторным описаниями растительности, можно судить о направленности и интенсивности сукцессионного процесса.

С этой целью на основании полевых материалов были составлены флористические списки каждой встреченной ассоциации. Затем они были объединены и сгруппированы по формациям. Сравнение флористического состава велось на уровне групп формаций и формаций, так как при сравнении на уровне ассоциаций действует много объективных и субъективных факторов, искажающих конечный результат. Во-первых, на нем скажется разногодичная изменчивость травяного покрова, которая не так сильна, как в открытых фитоценозах, но все же имеет место и связана преимущественно с погодными условиями и, в частности, с разным увлажнением по годам. Во-вторых, различные методы описания растительности: ботанический, когда учитываются виды в пределах всего фитоценоза (а ассоциация часто представлена очень небольшим числом фитоценозов), и ботанико-географический, когда учет видов производится на площадке 20×20 м^2 для лесов и лишь в некоторых случаях в пределах естественных границ. Третий фактор — это естественное развитие растительности, сукцессии. На уровне формаций, когда мы рассматриваем обобщенный и как бы усредненный список видов, действие частных факторов сглаживается, и мы имеем достаточно объективную картину произошедших изменений во флористическом составе дельтовых экосистем.

Есть также еще одно преимущество в том, чтобы проводить сравнение на уровне формаций. Оно заключается в возможности делать повторные описания на пробных площадях, не совпадающих с пробными площадями при первоначальном описании, что часто просто и нереально, а для объективности сравнений на уровне ассоциаций — необходимо. Для сопоставлений на уровне формаций это условие можно не соблюдать.

Вычисления проводили без учета обилия видов. Это делалось не из-за отсутствия данных (такие данные есть), а по причине того, что количество экземпляров того или иного вида зависит от погодных условий определенного года и часто от степени стравленности травяного покрова. Поэтому в ряде случаев чрезмерная конкретизация привела бы к искажению истинного положения. Кроме того, хотя продукция растительных сообществ также представляет интерес для изучения, нас в большей степени интересовал вопрос наличия или отсутствия того или иного вида в пределах формаций, т. е. степень разнообразия флористического состава формаций. Несмотря на то что редких видов произрастает довольно много для столь небольшой территории, которую занимают самурские лиановые леса, все же подавляющее большинство видов имеет более или менее массовое распространение, поэтому редкие виды при включении в списки и учете при вычислениях не нарушают общей картины изменений, произошедших в составе сообществ.

В нашем случае, когда важно было показать степень нарушенности современного растительного покрова, логично было использовать меры различия, которые симметричны мерам сходства. Поэтому вместо величины K_1 вычислялась величина K_3 — модифицированный коэффициент Жаккара:

$$K_3 = 1 - K_1 = \frac{a + b - 2c}{a + b - c}.$$

При расчетах рассматривались как все виды в совокупности, так и отдельно по жизненным формам, что позволяет выявить наиболее уязвимые части фитоценозов. Расчеты выполнены для основных формаций дельты Самура, формирующих облик ее растительного покрова. Результаты вычислений приведены в таблице.

В самурских лесах произрастает 68 видов деревьев и кустарников, но формаций насчитывается лишь несколько. Основными лесообразующими породами на территории дельты являются дуб черешчатый *Quercus robur* L., граб кавказский *Carpinus caucasica* Grossh., ольха бородатая *Alnus barbata* C. A. Mey., тополь белолистка *Populus hybrida* Bieb., реже доминантами выступают ольха серая *Alnus incana* (L.) Moench. и тополь черный *Populus nigra* L. Часто встречаются также вяз пробковый *Ulmus caprifolia* Rupp. ex Suckow, ясень обыкновенный *Fraxinus exelsior* L., клены красивый *Acer laetum* C. A. Mey. и полевой

Изменение видового состава растительных сообществ дельты Самура за период с начала 60-х по 1987 г.

Группы формаций и формации	Число видов												K_3				K_2			
	60-е годы				1987 г.				общие виды											
	1	2	3	всего	1	2	3	всего	1	2	3	всего	1	2	3	в целом	1	2	3	в целом
Ольховые леса	11	37	9	57	17	24	9	50	9	13	7	29	0.53	0.78	0.36	0.63	0.82	0.54	—	0.58
Леса из ольхи бородатой	8	22	7	37	10	3	6	19	3	1	4	8	0.80	0.96	0.56	0.83	0.38	0.33	0.67	0.42
Леса из ольхи серой	3	26	7	36	13	22	8	43	3	10	6	18	0.77	0.74	0.33	0.70	1.00	0.45	0.86	0.50
Тополевые леса	9	17	7	33	18	34	11	63	7	5	7	19	0.65	0.89	0.36	0.75	0.41	0.29	1.00	0.58
Леса из тополя белолистки	6	10	6	22	16	28	11	55	5	2	6	13	0.71	0.94	0.45	0.80	0.83	0.20	1.00	0.59
Леса из тополя черного	6	8	4	18	9	12	1	22	4	0	0	4	0.64	1.00	1.00	0.89	0.67	0	0	0.22
Леса из дуба черешчатого	13	29	7	49	16	48	6	70	12	8	5	25	0.29	0.88	0.37	0.73	0.92	0.28	0.83	0.51
Леса из граба кавказского	13	23	5	41	15	11	6	32	10	7	5	22	0.44	0.74	0.17	0.57	0.80	0.64	1.00	0.69

Примечание. Жизненные формы: 1 — деревья и кустарники, 2 — травы, 3 — лианы.

A. campestre L., грецкий орех *Juglans regia* L., ива белая *Salix alba* L. Подлесок сформирован в основном такими видами, как свидина южная *Swida australis* (C. A. Mey.) Pojark. ex Grossh., мушмула горманская *Mespilus germanica* L. лещина обыкновенная *Corylus avellana* L., боярышники согнутостолбиковый *Crataegus curvisepala* Lindm. и пятипестичный *C. pentagyna* Waldst. et Kit., айва продолговатая *Cydonia oblonga* Mill. Больше всего древесных и кустарниковых видов насчитывается в ольховых и тополевых лесах. Лианы предпочитают более влажные и затененные участки, поэтому максимальное их разнообразие (и обилие) наблюдается в тех же типах леса. Наиболее широко распространены сассапариль высокий *Smilax exelsa* L., обвойник греческий *Periploca graeca* L., ежевика кровавая *Rubus anatolicus* (Focke) Focke ex Hausskw. и сизая *R. caesius* L., плющ Пастухова *Hedera pastuchowii* Woronow.

По количеству травянистых видов в составе формаций наблюдаются значительные колебания. Если раньше максимальное число их насчитывалось в наиболее влажных (ольховых) лесах, то теперь в этом отношении выделяются дубовые леса. По составу травяного яруса формации сильно отличаются друг от друга.

Результаты исследования показали, что за последние десятилетия произошли значительные изменения во флористическом составе сообществ лесов дельты р. Самур. Во всех формациях коэффициенты различия больше 0.5, что говорит о том, что лишь по доминантам мы относим современные и существовавшие 30 лет назад на том же месте фитоценозы к одинаковым формациям. Внутренние их различия велики и превышают количество общих черт. Это относится ко всем формациям, за исключением лесов из граба кавказского, которые сохранились в прежнем виде; изменения затронули слегка лишь травяной покров.

Что касается жизненных форм и ярусов, в наибольшей степени изменился травяной покров как самая динамичная компонента фитоценозов. По составу древесного яруса сообщества 60-х и 80-х годов в общем более или менее схожи, хотя и здесь есть некоторые изменения, наблюдающиеся прежде всего в расположенных близко к руслу реки типах леса с наиболее влаголюбивыми породами. Антропогенное преобразование водного режима дельты Самура затронуло их в первую очередь. В составе растительных сообществ лианы представлены теми же видами, что и в 60-е годы, но количество их сильно сократилось.

Что же касается вопроса о том, произошло ли упрощение видового состава формаций, то нужно отметить, что резко уменьшилось видовое разнообразие только в лесах из ольхи бородатой, приуроченных к прирусловой части поймы. Под влиянием антропогенного сокращения стока р. Самур виды, характерные прежде для ольховых лесов, исчезли, а другие не смогли приспособиться к специфическим условиям местообитаний этих сообществ. Во всех остальных случаях наблюдается даже некоторое усложнение флористического состава сообществ, однако оно связано с тем, что под полог леса в результате его изреживания проникли многие сорные травянистые виды и виды из окружающих аридных фитоценозов вследствие уменьшения увлажнения почвы и ее уплотнения. Современный набор видов древесного и кустарникового ярусов упрощен сильно по сравнению с 60-ми годами за счет сопутствующих пород. Это результат нерационального ведения лесного хозяйства и в ряде случаев перевыпаса.

Таким образом, как можно заметить, антропогенная деятельность негативно сказалась на всех формациях, на всех типах лесов, флористический состав в них сильно изменился. В пределах конкретных фитоценозов произошло уменьшение проективного покрытия травянистых видов, сократилось количество лиан, меньшим числом видов представлен древесный и кустарниковый полог, возросло количество сорных элементов. Для восстановления естественного облика самурских лесов необходимо резко сократить хозяйственную деятельность на этой территории, больше внимания уделить вопросам охраны этой уникальной экосистемы. Иначе деградация лесов неизбежна.

Институт водных проблем АН СССР,
Москва.

Получено 20 V 1988.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.653

© 1990

А. Л. Тахтаджян

MYSTROPETALACEAE — НОВОЕ СЕМЕЙСТВО ПОРЯДКА *BALANOPHORALES*

A. L. TAKHTAJAN. *MYSTROPETALACEAE* — A NEW FAMILY OF THE ORDER *BALANOPHORALES*

Монотипный южноафриканский род *Mystropetalon* Harvey почти всеми авторами относится к сем. *Balanophoraceae*. Лишь в системе Van Tieghem (1906) включается в его Hacheteacées (в валидизированной форме — *Hacheteaceae* Van Tieghem ex Bullock 1958) вместе с новокаледонским родом *Hachettea* Baillon и новозеландским родом *Dactylanthus* Hook. f. Но от *Hachetteaceae*, как и от всех остальных *Balanophorales*, род *Mystropetalon* сильно отличается целым рядом таксономически очень весомых признаков, на что уже частично обращалось внимание. Так, основываясь на очень своеобразном строении пыльцевых зерен этого рода, Erdtman (1952 : 64) писал: «It may be questioned whether this plant should be referred to *Balanophoraceae* or not». Пыльцевые зерна действительно очень сильно отличаются от пыльцевых зерен всех остальных *Balanophorales*. С полюса они большей частью четырехугольные (реже трех- или пятиугольные) и обычно 12-бороздные (реже 9—15-бороздные), причем четырехугольная пыльца состоит из 6 почти одинаковых квадратных плиток, которые легко отделяются друг от друга при ацетолизе (Hansen, 1986). Интересно также отметить, что в отличие от большинства *Balanophorales*, кроме *Helosidaceae* — *Helosidoideae*, зрелая пыльца *Mystropetalon* 3-клеточная и, кроме того, характеризуется спирально закрученным генеративным ядром (Hansen, 1976, 1986).

Кроме весьма своеобразных пыльцевых зерен род *Mystropetalon* отличается от остальных баланофоровых также рядом особенностей строения цветка и плода. Особенно характерны мужские цветки, отличающиеся своей ясно выраженной зигоморфностью. Двугубый сростнолистный околоцветник мужских цветков состоит из 3 чашелистиков, из которых абаксиальный (передний) имеет вогнутую ложкообразную пластинку, а два тоже вогнутых адаксиальных (задних) чашелистика несколько длиннее абаксиального и в верхней части сросшиеся между собой краями. Тычинок всего 2, но в отличие от *Hachettea* они срослись с адаксиальными чашелистиками. Характерно также наличие в мужских цветках рудиментарного гинецея (пистилодия), заключенного внутри короткого городчато-зубчатого диска. Что касается женских цветков, то они отличаются от женских цветков всех остальных баланофоровых уже тем, что окружены у основания подушковидным диском, известным в литературе под названием «элайосомы». Этот диск представляет собой видоизмененную верхнюю часть цветоножки между цветком и брактеолями. Две адаксиальные лопасти слегка зигоморфной чашечки короче абаксиальной лопасти, и у основания каждой из них прикреплено по одному стаминодию. Не менее своеобразен плод, снабженный разросшимся мясистым диском («элайосомой»), служащим для привлечения муравьев.

Таковы основные диагностические признаки рода *Mystropetalon*, отличающие его от всех остальных *Balanophorales*. Совокупность такого комплекса весомых признаков дает полное основание для установлении нового сем. *Mystropetalaceae*. Оно устанавливается нами путем повышения таксономического статуса подсем. *Mystropetaloideae* сем. *Balanophoraceae*.

Mystropetalaceae Takhtajan, fam. et stat. nov. (*Balanophoraceae* subfam. *Mystropetaloideae* Engler 1889, in A. Engler und K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1 Aufl., III, 1 : 252).

Typus: *Mystropetalon* Harvey.

Кроме *Mystropetalaceae* очень изолировано также сем. *Balanophoraceae* sensu stricto, которое наряду с другими признаками отличается от остальных *Balanophorales* химически и, насколько можно судить по далеко не полным эмбриологическим данным, моноспорическим женским гаметофитом Polygonum-типа.

Что касается остальных представителей порядка, то, следуя Van Tieghem (1906), их лучше всего разделить на 4 самостоятельных семейства, которые он даже относил к 2 разным порядкам — *Helosales* («Helosacées») и *Sarcophytales* («Lophophytacées», «Sarcophytacées», «Hachetteacées»). *Balanophoraceae* он выделил в отдельный порядок *Balanophorales*. Таксономическая практика последних десятилетий показала, что целый ряд долго не признаваемых вантигемовских семейств постепенно реабилитируется. Есть все основания принять и указанные выше 4 семейства, хотя отнесение их к разным порядкам нельзя признать правильным. Они несомненно близко родственны.

В заключение приведу конспект системы порядка *Balanophorales*, как она мне теперь представляется.

1. *Mystropetalaceae* Takhtajan 1990.

Mystropetalon Harvey.

2. *Hachetteaceae* Van Tieghem ex Bullock (incl. *Dactylanthaceae* Takhtajan 1987).

Hachettea Baillon, *Dacthylanthus* Hook. f.

3. *Lophophytaceae* Horaninow 1847.

Lophophytum Schott et Endl., *Lathrophytum* Eichler, *Ombrophytum* Poeppig ex Endl.

4. *Sarcophytaceae* Van Tieghem ex Bullock 1958.

Sarcophyte Sparrman, *Chlamydophytum* Mildbr.

5. *Helosidaceae* Van Tieghem ex Bullock (*Latraeophilaceae* Leandro ex A. St. Hilaire, 1805, nomen nudum)

Subfam. *Scybalioideae* Engler 1889. *Scybalium* Schott. et Endl.

Subfam. *Helosidoideae*. *Helosis* Rich., *Corynaea* Hook. f., *Ditepalanthus* Fagerl., *Rhopalocnemis* Junghuhn, *Exorhopala* Steenis.

6. *Balanophoraceae* L. C. Richard et A. Richard 1822.

Subfam. Langsdorfioideae Takhtajan stat. nov. (trib. *Langsdorfieae* Engler 1889, in A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1 Aufl., III, 1 : 261).

Typus: *Langsdorfia* Mart.

Langsdorfia Mart., *Thonningia* Vahl.

Subfam. *Balanophoroideae*. *Balanophora* J. R. et G. Forst. (incl. *Balania* Van Tieghem?).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. Stockholm, 1952. — *Hansen B.* Pollen and stigma conditions in the *Balanophoraceae* s. lat. // Bot. Not. 1976. Vol. 129. P. 341—345. — *Hansen B.* The *Balanophoraceae* of Continental Africa // Bot. Jahrb. Syst. 1986. Bd 106. S. 359—377. — *Van Tieghem P.* Eléménts de botanique. 4^e ed. Paris. 1906.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 I 1990.

УДК 561 : 56 (118.1) : 582.732 (571.6) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Н. П. Маслова, Л. И. Фотьянова

РЕВИЗИЯ *PLATANUS MABUTII* (*PLATANACEAE*) И НОВЫЕ ВИДЫ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ПЛАТАНОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

N. P. MASLOVA, L. I. FOTYANOVA. REVISION OF *PLATANUS MABUTII* (*PLATANACEAE*) AND THE NEW PALEOGENIC SPECIES OF THIS GENUS FROM THE FAR EAST

На большом фактическом материале (около 60 отпечатков листьев) с привлечением литературных данных проведена ревизия широко распространенного в Дальневосточном регионе *Platanus mabutii*; описаны 2 новых вида палеогеновых платанов, рассмотрены их географическое и стратиграфическое распространение. Все 3 вида характеризуются цельными или слабо лопастными листьями.

Представители рода *Platanus* присутствуют в подавляющем большинстве местонахождений палеоценовых и эоценовых растений Дальневосточного региона, часто доминируя в захоронениях. В большинстве захоронений на Сахалине и Камчатке отпечатки платанов встречаются совместно с *Taxodium*, *Metasequoia*, *Trochodendroides*, *Alnus*, *Populus*, *Carya*, *Aesculus*, *«Acer» arcticum* Heer, *Tiliaephyllum*, формировавшими, по-видимому, интразональную долинную растительность. Однако существуют местонахождения (Камчатка, р. Анадырка, к северу от устья), где платаны ассоциируют с несколько иным по составу комплексом древесных растений: здесь наряду с *Trochodendroides* и *Aesculus* определены роды *Magnolia*, *Juglans*, *Engelhardia*, *Quercus*, свидетельствующие скорее о зональном типе растительности.

Систематика палеогеновых платанов рассматриваемого региона, как и выявление значения отдельных признаков при их видовой диагностике, исследованы недостаточно полно. В этой связи нами проводились на оригинальном фактическом материале по Сахалину и Камчатке (более 60 отпечатков листьев) детальные исследования вымерших видов платанов и сравнение полученных данных с имеющимися литературными данными по смежным регионам — Амурской обл., Японии, Аляске и западной части Северной Америки. Изучению вымерших видов платанов предшествовало изучение современных видов этого рода на материале Гербария БИН АН СССР (Ленинград) с попыткой выявления таксономического значения отдельных признаков строения листа или их сочетания, интерпретируемых как видовые. Решению задачи — выяснению таксономического значения отдельных признаков строения листа — способствовали исследования, проведенные О. Д. Шкарлет (1979).

В настоящее время ни одна из классификаций морфологических структур листа не является, на наш взгляд, до конца разработанной и полной, поэтому мы использовали термины, предложенные несколькими авторами. Так, при характеристике формы листовой пластинки, ее основания и верхушки использована терминология, разработанная Ан. А. Федоровым с соавторами (1956). Общий план жилкования, особенности поведения вторичных и третичных жилок у края листовой пластинки, расположение их по отношению к главной жилке, а также характер зубчатости описываются в терминах L. Hickey (1973) и D. Dilcher (1974). При характеристике жилкования ряд терминов заимствован из работ В. А. Красилова (1976, 1979).

При изучении ископаемого дальневосточного материала выяснилось, что не все находки платанов можно отнести к уже известным в литературе видам. В палеогеновых отложениях Дальневосточного региона установлены два новых вида рода *Platanus*: *P. asymmetrica* N. Maslova и *P. integrifolia* N. Maslova. Их сравнение с современными видами рода показало, что они не имеют близких аналогов среди современных видов и по основным признакам строения ли-

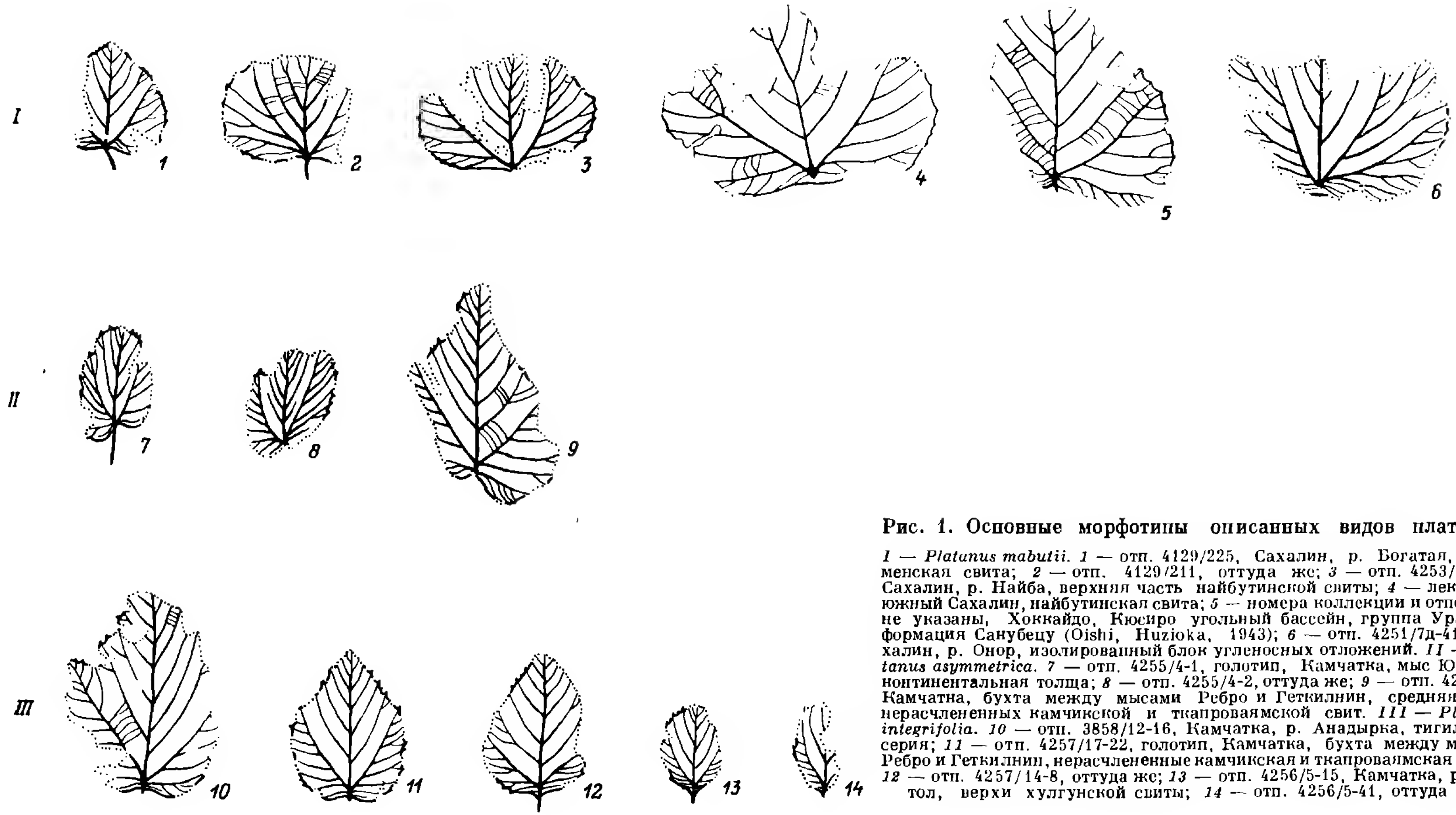


Рис. 1. Основные морфотипы описанных видов платанов.

I — *Platanus mabutii*. *1* — отп. 4129/225, Сахалин, р. Богатая, люкаменская свита; *2* — отп. 4129/211, оттуда же; *3* — отп. 4253/2ж-13, Сахалин, р. Найба, верхняя часть найбутинской свиты; *4* — лектотип, южный Сахалин, найбутинская свита; *5* — номера коллекции и отпечатка не указаны, Хоккайдо, Кюсиро угольный бассейн, группа Урахоро, формация Санубецу (Oishi, Huzioka, 1943); *6* — отп. 4251/7д-41, Сахалин, р. Онор, изолированный блок угленосных отложений. *II* — *Platanus asymmetrica*. *7* — отп. 4255/4-1, голотип, Камчатка, мыс Южный, континентальная толща; *8* — отп. 4255/4-2, оттуда же; *9* — отп. 4257/87, Камчатка, бухта между мысами Ребро и Геткилнин, средняя часть нерасчлененных камчикской и ткапроваямской свит. *III* — *Platanus integrifolia*. *10* — отп. 3858/12-16, Камчатка, р. Анадырка, тигильская серия; *11* — отп. 4257/17-22, голотип, Камчатка, бухта между мысами Ребро и Геткилнин, нерасчлененные камчикская и ткапроваямская свиты; *12* — отп. 4257/14-8, оттуда же; *13* — отп. 4256/5-15, Камчатка, р. Снатол, верхи хулгунской свиты; *14* — отп. 4256/5-41, оттуда же.

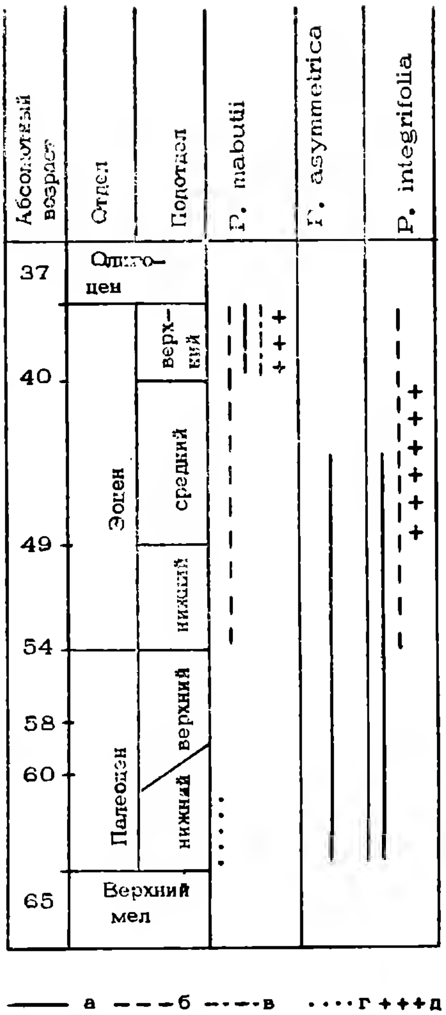


Рис. 2. Стратиграфическое распространение *Platanus mabutii* и новых видов рода *Platanus* в Дальневосточном регионе.

а — Камчатка, *б* — Сахалин, *в* — Приморье, *г* — Амурская обл., *д* — Япония.

ста скорее более близки к платанам и платанообразным позднего мела. Кроме того, нами проведена ревизия *Platanus mabutii* Oishi et Huzioka в связи с многочисленными находками этого вида на Сахалине и на Западной Камчатке. Все три вида обладают цельными, иногда слабо лопастными листьями с актинодромным, совершенным, маргинальным, супрабазальным (реже базальным) жилкованием.

P. mabutii впервые установлен на Хоккайдо в Кюсиро угленосном бассейне в формации Сакубецу, принадлежащей верхней части группы Урахоро, и в найбутинской свите южного Сахалина (Oishi, Huzioka, 1943) (рис. 1, *4*, *5*). В настоящее время формация Сакубецу датируется по фораминиферам верхним эоценом. Найбутинская свита В. И. Медюляновым (1975) датируется данием — ранним олигоценом. Мы придерживаемся точки зрения на позднеэоценовый возрастной предел этой свиты, так как она перекрывается нижнеолигоценовой такарадайской свитой.

Медюлянов (1975) к данному виду отнес отпечатки, аналогичные типовой серии *P. mabutii*. Кроме того, к этому же виду Медюляновым (1975) отнесены листья платанов заведомо иного строения, которые исключены нами из объема этого вида.

При первом описании *P. mabutii* (Oishi, Huzioka, 1943) давался очень краткий диагноз вида, а тип вида не был выделен. Мы располагаем достаточным фактическим материалом хорошей сохранности, который позволил дополнить представление об особенностях этого вида (рис. 1), его геологическом и географическом распространении (рис. 2). В этой связи ниже приводится дополненное описание *P. mabutii*, а из типовой серии выделяется лектотип вида.

Platanus mabutii Oishi et Huzioka

(рис. 1, *1—6*; рис. 3, *3*; табл. I, *6—7*; табл. II, *1*)

Platanus mabutii Oishi, Huzioka, 1943, J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.: 113, p. p., tab. 19, fig. 1; tab. 20, fig. 1; Медюлянов, 1975, Мат. по палеобот. и страт. конт. отл. сов. Д. В.: 33, р. р., табл. 6, фиг. 7. — *Mallotus* sp.; Аблаев, Соломоновская, 1975, Мат. по палеобот. и страт. конт. отл. сов. Д. В.: 5, табл. 1, фиг. 4. — «*Platanus*» *raynoldsii* auct. non. Newb.: Красилов, 1976, Цагаянская фл. Амур. обл.: 63, р. р., табл. 27, фиг. 1. — *Credneria* sp., Сычёва, 1977, Фауна и флора кайнозоя сев.-зап. Тихоокеан. обл. р. р., табл. 7, фиг. 1а.

Лектотип: Oishi, Huzioka, 1943, p. 113, tab. 20, fig. 1, отпечаток почти полного листа без верхушки. Южный Сахалин, найбутинская свита (нерасчлененная), даний—эоцен. Номера коллекции и образца не указаны. Хранится в отделе геологии и минералогии государственного университета Хоккайдо, г. Саппоро, Япония. Выделяется впервые.

Материал. 8 отпечатков почти целых и 13 отпечатков фрагментов листьев.

Описание. Листовая пластинка цельная, отдельные редкие экземпляры с хорошо развитой акроскопической жилкой слабо лопастные (рис. 1, *4*), почти округлая или несколько вытянутая в ширину; отношение длины к ширине составляет 0.8—0.9. Основание пластинки усеченное, выемчатое, редко слабо сердцевидное, часто пельтатное; верхушка полностью не сохранилась, но по сохранившимся частям можно реконструировать ее острую форму. Край листовой пластинки зубчатый. Зубцы низкие, преимущественно вогнуто-вогнутые, редко расставленные, в числе 1—3 на 1 см. Базальная сторона зубца равна или чуть больше апикальной. Базальные жилки прямые, иногда слегка дуговидные, отходят супрабазально, реже базально, составляют с главной угол 35—55°. В основании они равны или чуть уступают по мощности главной жилке. Базископических жилок 6—9, они прямые или дуговидные, у края листовой пластинки сильно утончаются, иногда дают 2—5 ответвлений и заканчиваются в зубцах. Вторичные жилки в числе 4—6 пар, тонкие, чаще прямые, направлены под углом 40—50°. Третичные жилки в числе 2—4 на 1 см, разветвленные или неразветвленные, выпуклые, часто дают анастомозы. Угол между третичными жилками и главной 95—110°.

Сравнение. Вид проявляет сходство с позднемеловым *P. affinis* Lesq. (Британская Колумбия, Нанаймо группа, о-в Ванкувер; Bell, 1957). Однако *P. mabutii* отличается меньшим углом отхождения базальных жилок, пельтатным основанием. Для него характерно также в отличие от *P. affinis* наличие у нижней базископической жилки 2—5 ответвлений, а также низко начинающейся зубчатости.

Замечания. *Mallotus* sp., описанный А. Г. Аблаевым и В. П. Соломоновской (1975), имеет цельную пластинку листа с зубчатым краем, хорошо выраженными базальными и ветвящимися базископическими жилками, оканчивающимися в зубцах, а также краспедодромными вторичными жилками, что не характерно для рода *Mallotus*. Данный экземпляр, по-видимому, представляет собой молодой лист *P. mabutii*, во-первых, благодаря его небольшим размерам, а также тому, что именно на молодых экземплярах рода нами наблюдались на гербарном материале уплотнения на окончаниях зубцов, выраженные на ископаемом *Mallotus* sp.

Распространение. Даний—эоцен. Даний, Амурская обл., р. Бурея, средний—верхний цагаян. Эоцен, Сахалин, снежинкинская свита, нижняя подсвита; найбутинская свита, верхняя часть. Средний? эоцен, Сахалин, р. Онор, угленосные отложения. Верхний эоцен. Камчатка, иргирнинская свита; Сахалин, люкаменская свита; Приморье, хасанская свита; Хоккайдо, формация Сакубецу.

Местонахождения. Сахалин: р. Найба, верхняя часть найбутинской свиты, эоцен; р. Онор, изолированный блок угленосных отложений, средний? эоцен; р. Богатая, люкаменская свита, верхний эоцен. Западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита, верхний эоцен.

Platanus asymmetrica N. Maslova sp. nov.

(рис. 1, *7—9*; рис. 3, *1—2*; табл. I, *1—5*)

Голотип: экз. 4/1, кол. № 4255, ПИН АН СССР, г. Москва, отпечаток почти целого листа с черешком; западная Камчатка, мыс Утхолок, континентальная толща, даний? —нижний палеоцен; рис. 1, *7*; рис. 3, *1*; табл. I, *1*, *3*, *4*.

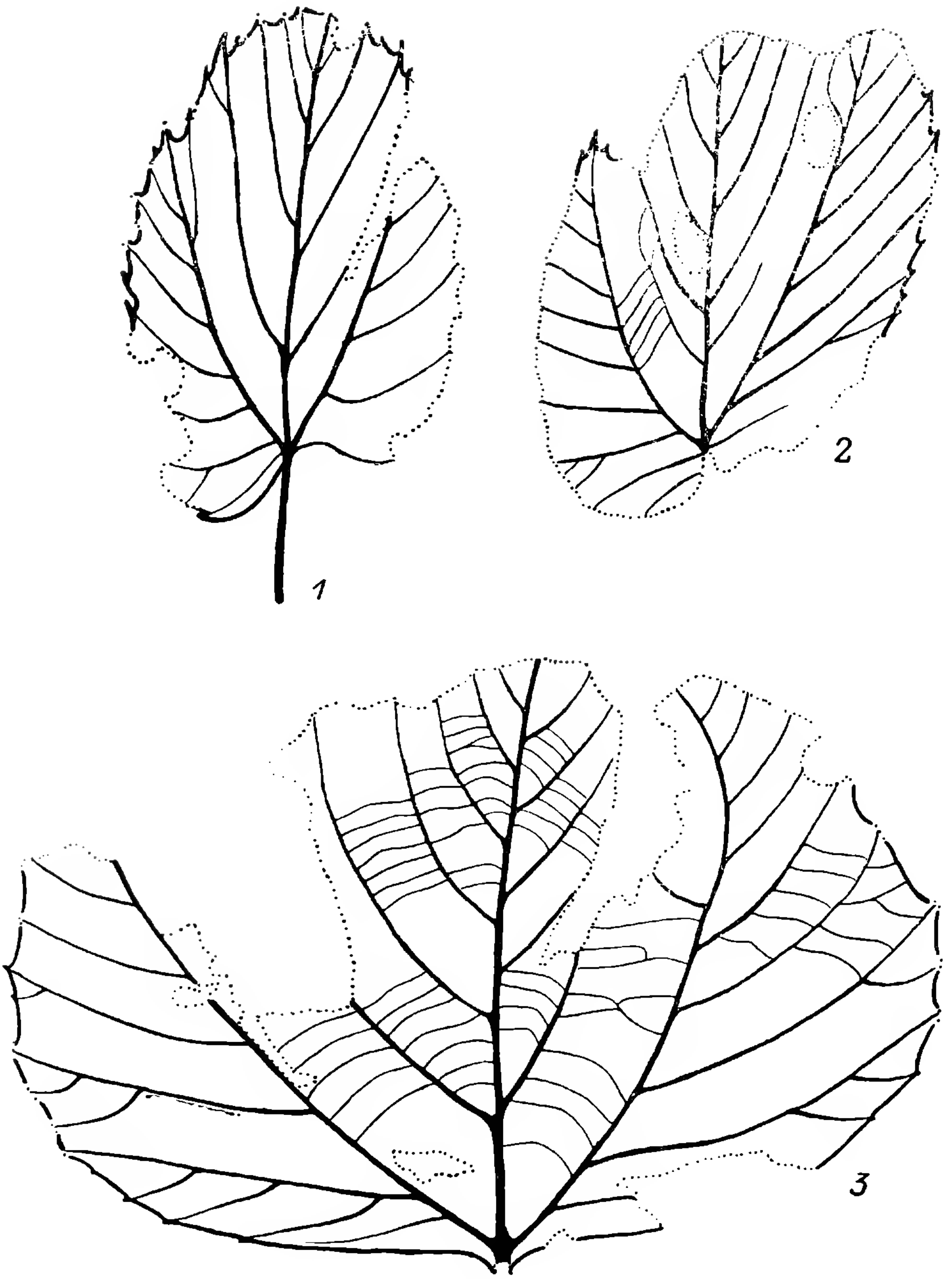


Рис. 3. *Platanus asymmetrica* (*1*, *2*), *P. mabutii* (*3*).

1 — отп. 4255/4-1, голотип; *2* — отп. 4255/4-2; *3* — отп. 4253/2ж-13.

Материал. 3 отпечатка почти целых листьев без кончиков верхушки и части лопастей и 8 отпечатков фрагментов листьев.

Описание. Листовая пластинка от цельной до 3-лопастной со слабо выраженными боковыми лопастями, небольшая, асимметричная. Отношение длины к ширине 1.4—1.7. Верхушка полностью не сохранилась, но, по-видимому, она острая, оттянутая. Основание сердцевидное, неравностороннее. Край листовой пластинки зубчатый. Зубцы острые, вогнуто-вогнутые, редко со спрямленной базальной стороной, в числе 3—4 на 1 см. Базальная сторона зубца обычно больше апикальной. Базальные жилки прямые или слегка дуговидно изогнутые, отходят супрабазально или базально, в основании почти равны по толщине главной, направлены под углом 30—50°. Базископических жилок 7—8, они тонкие, дуговидные, иногда слабо ломанные, ближайшая к основанию жилка дает до 7 ответвлений. Ниже места отхождения базальных жилок в случае супрабазального жилкования имеются 1—3 короткие слабые жилки. Вторичных жилок 6—9 пар, они прямые или слегка дуговидные, идут под углом 25—30°, иногда в одной половине листа этот угол увеличивается до 40—45°, еще более подчеркивая асимметричное строение листовой пластинки (рис. 1, *9*). Третичные жилки неразветвленные или разветвленные, выпуклые, часто расположенные (на 1 см длины вторичной жилки приходится до 6 жилок третьего порядка) (табл. I, *5*). Угол между главной жилкой и третичными около 130—140°.

Сравнение. Вид не проявляет значительного сходства с известными в литературе вымершими видами платанов. Отдаленно сходен только с *P. dissecta* Lesq. из миоцена Колумбийского плато (Chaney, Axelrod, 1959). Это сходство заключается в наличии острого угла отхождения базальных и вторичных жилок, в близком числе вторичных и базископических жилок, характере зубчатости. Существенные отличия *P. dissecta* заключаются в параллельнокрайней удлиненной форме центральной лопасти, резко выраженных узких боковых лопастях и отогнутой одной базальной жилке.

Замечания. По характеру зубцов сходен с современным видом *P. occidentalis* L., но отличается более частым расположением зубцов и слабо выраженными лопастями.

Распространение. Даний?—низы среднего эоцена Камчатки.

Местонахождения. Западная Камчатка: р. Снатол, базальная часть напанской свиты, верхи нижнего—низы верхнего палеоцена; р. Анадырка, тигильская серия, верхи нижнего—низы среднего эоцена; мыс Утхолок, континентальная толща, даний?—нижний палеоцен; бухты Чемурнаут и между мысами Ребро и Геткилнин, верхняя часть нерасчлененных камчикской и ткапроваямской свит, верхи палеоцена—нижний эоцен.

Platanus integrifolia N. Maslova sp. nov.

(рис. 1, *10—14*; рис. 4; табл. II, *2—4*)

Platanus guillelmae auct. non Goepp.: Борсук, 1956, Палеоген. фл. [Сахалина: 56, p. p., табл. 12, фиг. 1, 6, 7; Tanai, 1970, J. Fac. Hokkaido Univ.: 482, tab. 12, fig. 6.

Голотип: экз. 17/22, кол. № 4257, ПИН АН СССР, г. Москва, отпечаток целого листа; северо-западная Камчатка, бухта между мысами Ребро и Геткилнин; верхняя половина нерасчлененных камчикской и ткапроваямской свит; верхний палеоцен—нижний эоцен; рис. 1, *11*; рис. 4; табл. II, *2—4*.

Материал. 7 отпечатков почти целых и 15 фрагментов листьев.

Описание. Листья преимущественно цельные или с едва намечающимися боковыми лопастями, от округло-яйцевидной (отношение длины к ширине 1.1—1.2) до заостренно-эллиптической (соответственно 1.5—2.0) формы. Осно-

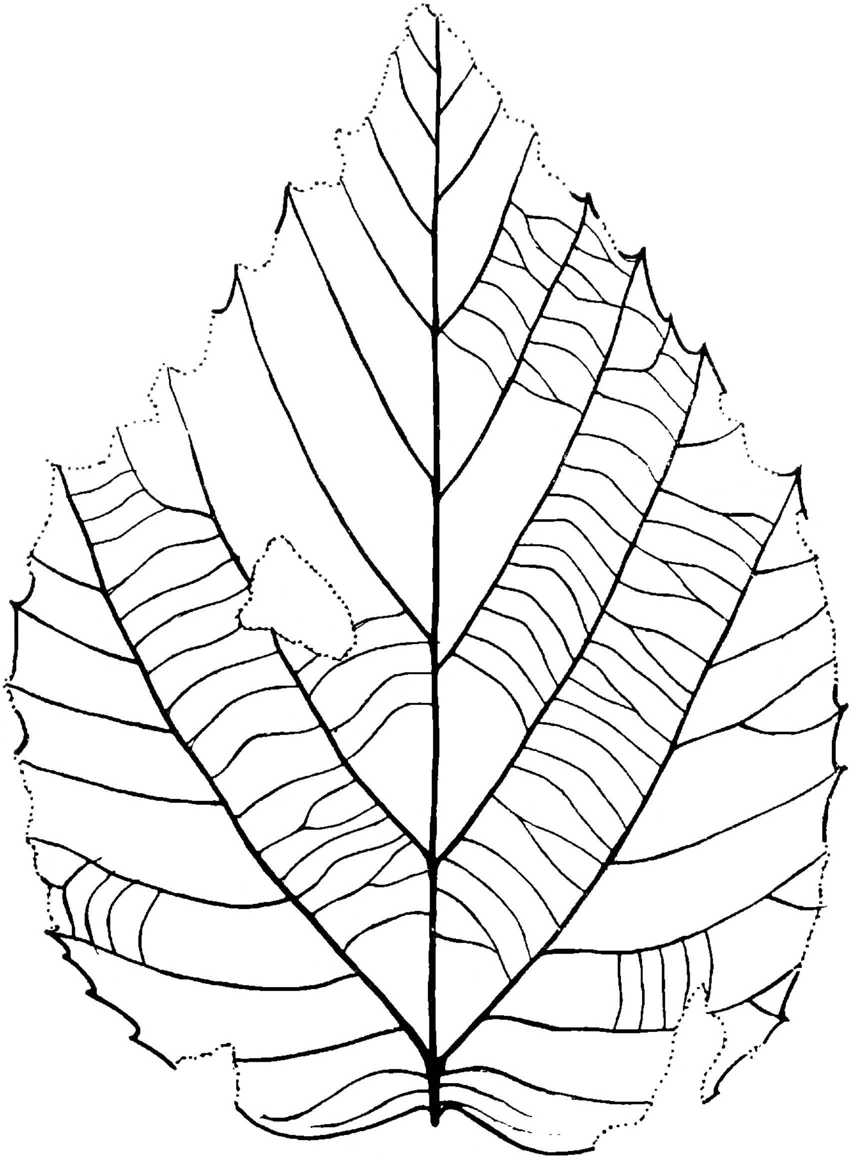


Рис. 4. *Platanus integrifolia*.
Отп. 4257/17-22, голотип.

вание листовой пластинки от усеченного до клиновидного, верхушка острая. Край равномерно зубчатый. Зубцы невысокие, острые, по форме вогнуто-вогнутые, в числе 1—2 на 1 см. Базальная и апикальная стороны зубца примерно равны. Базальные жилки отходят супрабазально под углом 35—50°, по мощности почти не отличаются от вторичных. Базископических жилок до 8, они тонкие, дуговидные, иногда дают до трех ответвлений. У листьев с намечающимися лопастями иногда имеются 2—3 акроскопические жилки, но чаще они отсутствуют. Ниже места отхождения базальных жилок часто наблюдаются слабые жилки, которые заканчиваются слепо или иногда соединяются между собой брохидодромно. Вторичных жилок 6—8 пар, они тонкие, прямые, 2—3 нижние пары нередко ветвятся. Угол отхождения вторичных жилок 35—50°. Третичные жилки неразветвленные или разветвленные, выпуклые, часто дают анастомозы, отходят под углом 120—125°.

Распространение. Даний?—эоцен. Даний?—палеоцен, западная Камчатка, хулгунская, напанская свиты. Верхний палеоцен—нижний эоцен, западная Камчатка, верхняя часть нерасчлененных камчикской и ткапроваямской свит. Эоцен, Сахалин, стратотип нижнедуйской свиты. Средний? эоцен, Хоккайдо, формации Харутори, Теннеру.

Местонахождения. Западная Камчатка: р. Снатол, верхняя часть хулгунской свиты, даний?—нижний палеоцен; средняя часть напанской свиты, верхи нижнего—низы верхнего палеоцена; р. Анадырка, верхняя часть тигильской серии, низы среднего эоцена; бухта Чемурнаут, мыс Чемрыл, верхняя часть нерасчлененных камчикской и ткапроваямской свит, верхи палеоцена—низы нижнего эоцена.

Описанные виды палеогеновых платанов Дальневосточного региона, как уже отмечалось выше, образуют группу преимущественно цельнолистных форм иногда с едва намечающимися или слабо выраженными лопастями. Тем не менее они отчетливо различаются между собой в первую очередь по отношению длины к ширине листа: *P. mabutii* — 0.8—0.9; типичные крупные листья *P. integrifolia* — 1.1—1.2; *P. asymmetrica* — 1.4—1.7. Несколько экземпляров, по-видимому, молодых некрупных заостренно-эллиптических листьев *P. integrifolia* имеют соотношение 1.5—2.0, т. е. близкое к таковому у *P. asymmetrica*, но они резко отличны от *P. asymmetrica* всеми остальными признаками строения листа. Все 3 вида различаются между собой характером зубчатости, а *P. asymmetrica* также отличается несимметричностью листовой пластинки, включая основание, и частой сетью жилок третьего порядка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г., Соломоновская В. П. К стратиграфии флороносных слоев Хасанского района Юго-Западного Приморья // Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 5—15. — *Борсук М. О.* Палеогеновая флора Сахалина. М.: Госгеолтехиздат, 1956. 131 с. — *Красилов В. А.* Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с. — *Красилов В. А.* Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 182 с. — *Медюлянов В. И.* Палеоботаническая характеристика континентального палеогена западного Сахалина // Вопросы биостратиграфии советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 69—74. — *Медюлянов В. И.* Палеогеновые платаны Сахалина и их стратиграфическое значение // Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 24—35. — *Сычева О. А.* Раннепалеогеновая флора Углегорского района Сахалина и ее значение для стратиграфии // Фауна и флора кайнозоя северо-запада Тихоокеанской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 3—38. — *Федоров Ан. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 302 с. — *Шкарлет О. Д.* Об изменчивости платанов // Бюл. Никит. ботан. сада, 1979. Вып. 1. С. 33—36. — *Bell W. A.* Flora of the upper cretaceous Nanaimo group, Vancouver island, British Columbia // Geol. Surv. Canada Mem. 1957. Vol. 293. P. 1—84. — *Chaney R. V., Axelrod D. I.* Miocene floras of the Columbia Plateau // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1959. Vol. 617. 237 p. — *Dilcher D. L.* Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40, N 1. P. 1—157. — *Hickey L. J.* Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60, N 1. P. 17—34. — *Oishi S., Huzioka K.* On the tertiary *Platanus* from Hokkaido and Karahuto // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1943. Vol. 7, N 7. P. 103—115. — *Tanai T.* The oligocene floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Sapporo. 1970. Ser. 6. Geol. a. Mineral. Vol. 14, N 4. P. 383—514.

Палеонтологический институт АН СССР,
Москва.

Получено 22 XII 1986.
В окончательной редакции 14 III 1989.

УДК 582.948.2 (574.42) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Н. К. Аралбаев

ЗАМЕТКА О *LAPPULA CORONIFERA* (*BORAGINACEAE*)

N. K. ARALBAEV. A NOTE ON *LAPPULA CORONIFERA* (*BORAGINACEAE*)

Описан новый подвид *L. coronifera* subsp. *zaissanica* из Зайсанской впадины.

L. coronifera M. Pop. был описан М. Г. Поповым во «Флоре СССР» (1953) по гербарному образцу с Восточного мелкосопочника (берег р. Чар-Гурбан, около д. Таубанка), собранному Н. Шипчинским в 1914 г. (LE). Позднее этот вид приводится В. П. Голоскоковым (1964) и Н. Х. Кармышевой (1972).

В 1984—1985 гг. в Северном Призайсанье нами собраны растения, которые были определены как *L. coronifera*. Принадлежность этих растений к *L. coronifera* подтвердили Р. В. Камелин, Г. М. Кудабаева и Л. М. Раенко. Однако при сходстве внешнего облика зайсанские растения имеют достаточно ясные отличия от типового по плодам, в частности по орешкам.

В связи с этим мы считаем возможным образцы с Зайсана выделить в качестве особого подвида: **L. coronifera M. Pop. subsp. zaissanica Aralbaev subsp. nov.** — Fructus late ovoidei; omnes nuculae conformes, ala cupulam altam vel coronam aemulante, lata, laevi flavida, fructibus maturescentibus brunnescente praeditae, dentibus ab utroque latere 6 magnis apice glochidiatis haud longis, parte alae integra cupuliformi brevioribus vel ei subaequilongis; discus ecarinatus laevissimus nitidus; latera nucularum laevia nitida; nuculae fructibus maturescentibus a gynophoro 2—2.5 mm longo facillime secernibiles, stylo supra eas ad 0.2—0.3 mm exserto.

Typus: Kazachstania orientalis, regio a septentrione Zaissan adjacens, elevatio Schubarschilik, desertum schistoso-glareosum, 8 VI 1984, N. Aralbaev. In herbario sectionis Altaicae Horti Botanici Acad. Sci. RSS Kazachstaniae, Leninogorsk (AIC), isotypus in Leningrad (LE) conservatur.

Paratypus: Regio a septentrione Zaissan adjacens, elevatio Klin-Kerisch, in valliculis argillosis tertiariis 18 V 1985, N. Aralbaev. In herbario sectionis Altaicae Horti Botanici Acad. Sci. RSS Kazachstaniae, Leninogorsk (AIC) conservatur.

Affinitas. Subspecies nostra nuculis peculiaribus (disco laevissimo nitidoque ecarinato; lateribus nucularum laevibus nitidis) nec eis disco carinato (carina lineam elevatam praebente) prope carinam subtuberculato, ad latera tuberculis albis acutis tectis, interdum exalatis disco lanceolato angusto distinguitur.

Habitat in desertis arenoso-glareosis et schistoso-glareosis planitierum elevatarum tertiariarum.

Плоды широкояйцевидные; все орешки в плодах одинаковые, имеют широкое, гладкое, желтоватое, по мере созревания плодов коричневое крыло в виде высокой чаши или напоминающее корону; по краю крупнозубчатые, по 6 зубцов с каждой стороны; зубцы вытянуты в недлинные якорные шипики, короче или почти равные цельной, чашевидной части крыла; диск без киля, совершенно гладкий, блестящий; бока орешков гладкие и блестящие; при созревании плодов орешки очень легко отделяются от гинофора, который имеет 2—2.5 мм дл., столбик едва возвышается над орешками (на 0.2—0.3 мм).

Тип: Восточный Казахстан, Северное Призайсанье, возвышенность Шубаршилик, щебнисто-галечниковая пустыня, 8 VI 1984, Н. Аралбаев. Хранится в Гербарии Алтайского отдела ГБС АН КазССР, г. Лениногорск (AIC), изотип в БИН, г. Ленинград (LE).

Паратип: Северное Призайсанье, возвышенность Киин-Кериш, в логах третичных глин, 18 V 1985, Н. Аралбаев. Хранится в Гербарии Алтайского отдела ГБС АН КазССР, г. Лениногорск (AIC).

Родство. От типового вида отличается орешками, имеющими совершенно гладкий и блестящий диск без киля; бока орешков гладкие и блестящие, тогда как у типового экземпляра орешки имеют диск с килем в виде приподнятой линии, по сторонам от киля несколько бугорчатый; бока орешков крупно и остробелобугорчатые; имеются и бескрылые орешки с узким ланцетным диском.

Обитает на песчано-галечниковой и щебнисто-галечниковой пустынях третичных плато.

По мнению автора вида Попова (1953), типовой *L. coronifera* возник как гибрид *Lepechiniella omphaloides*×*Lappula stricta*, полагая, что чашевидность, крылатость орешков в роде *Lappula* является результатом гибридизации или с *Paracaryum*, или с *Lepechiniella*. Следует отметить, что в пределах Северного Призайсанья не удалось встретить и собрать типовых *Lappula coronifera* и *Lepechiniella omphaloides*, хотя *Lappula stricta* довольно обычен в этих местах.

Можно предполагать, что становление этого вида в целом происходило в Зайсанской впадине; и на краю ареала, в сопредельных территориях Восточного мелкосопочника, Южного Алтая, северного предгорья Саур-Тарбагатая, особи вида, по-видимому, гибридизировали с другими видами рода. Возможно, типовой *Lappula coronifera* является гибридом между *L. coronifera* subsp. *zaissanica* и *L. stricta*.

Автор выражает искреннюю благодарность Р. В. Камелину, Г. М. Кудабаевой и Л. М. Раенко.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голоскоков В. П. Род *Lappula* Gilib. — Липучка // Флора Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1964. Т. 7. С. 209—240. — *Кармышева Н. Х.* Род *Lappula* Gilib. — Липучка // Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1972. Т. 2. С. 165—172. — *Попов М. Г.* Род *Lappula* Gilib. — Липучка // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 19. С. 403—479.

Алтайский отдел Главного ботанического сада
АН КазССР,
Лениногорск.

Получено 17 V 1989.

УДК 582.893 : 581.9 (575.4)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

А. М. Гельдиханов

ЗАМЕТКИ О ЗОНТИЧНЫХ (*APIACEAE*) ФЛОРЫ ТУРКМЕНИИ

A. M. GELDIKHANOV. NOTES ON SOME MEMBERS OF THE *APIACEAE* IN THE FLORA OF TURKMENISTAN

В результате обработки рода *Seseli* объединены 4 вида из секции *Lomatopodium* и под приоритетным названием оставлен *S. cuneifolium*. Восстановлена самостоятельность рода *Platytaenia* и дано новое название *Neoplatytaenia*. Сравнительный анализ морфологических, анатомических признаков родов *Ormopterum*, *Hyalolaena* и *Ledebouriella* показал близость первых двух родов. Поэтому в системе семейства род *Ormopterum* помещен между родами *Hyalolaena* и *Elaeosticta*.

1. Род *Seseli* L.

Для территории Туркмении указываются три вида этого рода — *S. nevskii* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn., *S. eriocephalum* (Pall. ex Spreng.) Schischk. и *S. jomuticum* Schischk. Однако последние два вида трудно разграничить.

Исследование двух этих видов, а также двух очень близких рас, известных с соседних территорий Кавказа и Казахстана — *S. cuneifolium* Bieb. и *S. platyphyllum* (Schrenk) O. et B. Fedtsch. (этот вид М. Г. Пименовым объединен с *S. eriocephalum*), показало, что они чрезвычайно близки. В связи с этим коротко остановимся на таксономической истории этих видов.

В 1798 г. Ф. К. Биберштейн (Bieberstein, 1798) дает короткое описание *S. cuneifolium*, а позднее подробнее описывает этот вид (Bieberstein, 1800). Двадцать лет спустя был описан еще один вид как *Bubon eriocephalus* Pall. ex Spreng. (Sprengel, 1825). Еще через 20 лет F. E. Fischer и C. A. Meyer (1845), по материалам А. И. Шренка, описывают новый род с новым видом *Lomatopodium platyphyllum* Schrenk. Сюда же они включают палласовский вид, переименовав его в *L. lessingianum* (Turcz.) Fisch. et Mey., указав в синонимике и *Bubon eriocephalus*, и *Seseli lessingianum* Turcz.

Б. К. Шишкин при обработке рода *Seseli* L. для «Флоры СССР» (1950) включил род *Lomatopodium* с двумя его видами в род *Seseli*. Кроме того, с территории Туркмении он описал еще *S. jomuticum* Schischk.

Таким образом, Шишкин объединил в одной секции *Lomatopodium* (Fisch. et Mey.) Schischk. рода *Seseli* все интересующие нас виды. Самым распространенным видом этой секции является *S. eriocephalum*.

Проведенные нами исследования всех перечисленных видов показали, что признаки, по которым их различают, т. е. форма конечных долей листовой пластинки, количество лучей зонтика, краевые ребра плодов (мерикарпиев), оказались очень изменчивыми. При сравнении конечных долей листовой пластинки выяснилось, что у них как в популяции, так и на одной особи встречаются ширококообратноклиновидные, узкообратноклиновидные или ланцетные конечные сегменты.

Не постоянно у этих видов и количество лучей зонтика. Так, у *S. cuneifolium*, *S. eriocephalum* и *S. platyphyllum* встречаются зонтики, у которых от 4 до 7 лучей, в то время как у *S. jomuticum* число лучей 2—3. Но изучение гербарного материала и наблюдения в природе показали, что и у этого вида даже на одном экземпляре могут быть зонтики как с 2—3, так и с 4—6 лучами. Особенно трудно различимы *C. eriocephalum* и *S. jomuticum* из районов Мангышлака и Устюрта. Здесь встречаются экземпляры, которые по листьям похожи на *S. jomuticum*, но с 5—6-лучевыми зонтиками и, наоборот, по листьям похожи на *S. eriocephalum*, а количество лучей у них 3—4. Плоды у обоих видов одинаковы.

В некоторых республиканских определителях эти виды отличают еще по степени опушенности лепестков. Этот признак также не может быть использован как систематический для их разграничения, так как и он очень изменчив.

Таким образом, расы *S. eriocephalum*, описанные как самостоятельные виды, не могут быть разграничены по тем признакам, которые им приписывают в различных флорах. Поэтому они нами объединяются, а приоритетным названием остается *S. cuneifolium* Bieb.

S. cuneifolium Bieb. 1798, Tabl. prov. Casp.: . . . Append. 113; id. 1800, Beschr. Länder casp. Meere: 159; id. 1808, Fl. taur.-cauc. 1 : 296; De Candolle, 1830, Prodr. 4 : 145; Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2 : 274; Boiss. 1872, Fl. or. 2 : 962; Гроссг. 1932, Фл. Кавказа, 3 : 165; он же, 1949, Опред. раст. Кавказа : 230; Ахундов, 1955, Фл. Азерб. 6 : 467, табл. 47; Шишк. 1950, Фл. СССР, 16 : 516; Тамамш. 1967, Фл. Кавк. 7 : 90; М. Пимен. 1978, Нов. сист. высш. раст. (Ленинград) 15 : 198. — *S. eriocephalum* (Pall. ex Spreng.) Schischk. 1950, l. c. 16 : 518, табл. 34, рис. 3; Коров. 1950, Фл. Туркм. 5 : 224; он же, 1963, Фл. Казах. 6 : 354, табл. 49, рис. 1; Байт. 1972, в Ил. опред. раст. Казах. 2 : 89, табл. 19, рис. 4; М. Пимен, 1978, l. c. 15 : 198; он же, 1983, Опред. раст. Ср. Азии, 7 : 252. — *Bubon eriocephalus* Pall. ex Spreng. 1825, Syst. Veg. 1 : 900. — *Seseli lessingianum* Turcz. 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14 : 429; Ledeb. 1844, l. c. 2 : 273. —

Lomatopodium lessingianum (Turcz.) Fisch. et Mey. 1845, Bull. phys.-math. Acad. Petersb. 3, 20 : 305; Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl.: 124. — *L. platyphyllum* Schrenk, 1845, in Fisch. et Mey., Bull. phys.-math. Acad. Sci. (Petersb.) 3, 20 : 306. — *Seseli platyphyllum* (Schrenk) O. et B. Fedtsch. 1909, Переч. раст. Туркест. 3 : 94. — *Seseli jomuticum* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 163; он же, 1950, l. c. 16 : 517, табл. 33, рис. 1; Коров, 1950, l. c. 5 : 224; он же, 1959, Фл. Узбек. 4 : 374; Бонд. 1964; Опред. раст. Каракалп.: 198; М. Пимен. 1983, l. c. 7 : 253.

Typus: «Ex montibus schirvanensibus circa Kurt-Bulak, 1796, M. Biberstein» (LE).

2. Род *Platytaenia* Nevski et Vved.

Этот род в таксономическом отношении очень сложен. Сложность не только в положении отдельных видов рода (особенно таксонов с территории Ирана и Афганистана), но и в самостоятельности самого рода по отношению к роду *Semenovia*. На территории Туркмении род представлен двумя видами.

Platytaenia относится к группе родов, группирующихся вокруг рода *Heracleum* L. Он был описан С. А. Невским и А. И. Введенским в работе Невского по флоре Кугитанга (1937). Отличия, на основании которых был выделен род, отмечались ранее В. И. Липским (1904). Он же очертил и полный его объем, принятый Невским и Введенским, о чем можно судить по произведенным ими новым комбинациям. Невский включает в этот род 3 вида: *P. pamirica* (Lipsky) Nevski et Vved. (*Zosima pamirica* Lipsky), *P. pimpinelloides* Nevski, *P. tragioides* (Boiss.) Nevski et Vved. (*Zosima tragioides* Boiss.). В обработке для «Флоры СССР» (1951) Шишкин значительно изменил объем рода, приняв в нем 7 видов и поместив их в 2 секции: 3 вида к этому времени были уже описаны, еще для двух им сделаны новые комбинации и описаны 2 новых вида, причем один из них выделен в новую секцию. В 1959 г. во «Флоре Узбекистана» Е. П. Коровин в состав рода *Platytaenia* отнес еще 2 вида, описанных ранее: один — из рода *Heracleum* L., второй — из рода *Malabaila* Hoffm. В том же году вышла монография И. П. Манденовой, где род *Platytaenia* был упразднен, а его виды отнесены к роду *Semenovia* Regel et Herd. (Манденова, 1959). Последний до недавнего времени считался монотипным, а во «Флоре СССР» относился к роду *Heracleum* главным образом на основании характерных для него сильно увеличенных краевых лепестков. Единственный вид этого рода — *Semenovia transiliense* Regel et Herd. — замечателен редкой гетерофиллией; его прикорневые листья трижды перисторассеченные, а стеблевые — перистые с крупнозубчатыми долями. Нужно сказать, что признаки, по которым Манденова отличает род *Semenovia* в новом объеме от рода *Heracleum*, не более значимы, чем те, по которым *Semenovia* в узком смысле отличали от всех остальных видов рода *Platytaenia*.

Проведенный нами морфолого-географический анализ рода *Semenovia* в новом объеме показал, что типовой вид *S. transiliense* все же отличается от видов, ранее относимых к роду *Platytaenia*. Так, *S. transiliense* по своему габитусу, краевым лепесткам и секреторным канальцам очень близок к роду *Heracleum*. Напротив, у настоящих видов *Platytaenia*, распространенных в Иране и Афганистане[1] (являющимися центром распространения этого рода), совершенно иной облик, напоминающий *Seseli*: краевые лепестки почти не увеличены, секреторные канальцы доходят до основания плода. Только в крайних пределах ареала рода, т. е. на Памиро-Алае и Тянь-Шане, встречаются переходные формы между родами *Heracleum*, *Semenovia* и *Platytaenia*. Например, *Platytaenia dasycarpa* (Regel et Schmalh.) Korov. s. l. обладает признаками всех трех родов. Более южные представители этого вида по облику растения и секреторным канальцам плода напоминают род *Platytaenia*, видимо, поэтому Манденова и описала их как вид *Platytaenia komarovii* Manden., который позже был переведен ею в род *Semenovia*. Как оказалось при детальном исследовании, эти две расы нельзя считать самостоятельными, так как у разных экземпляров одни и те же признаки (конечные доли листовой пластинки, количество лучей зонтика) очень варьируют. Однако включение *Semenovia dasycarpa* s. l. в состав рода *Semenovia* нельзя считать окончательным, равно как и отнесение этого вида к роду *Platytaenia* s. str.

---

[1] Положение некоторых иранских и афганских таксонов до сих пор не выяснено.

В. М. Виноградовой и Р. В. Камелиным (1986) описан один новый вид и сделана новая комбинация рода *Semenovia* с территории Центральной Азии, которые являются очень близкими к типовому виду рода — *Semenovia montana* R. Kam. et V. Vinogr., *S. millefolia* (Diels) V. Vinogr. et R. Ram. Это еще раз может служить дополнительным подтверждением того, что виды, произрастающие в северо-восточной части Средней Азии и в Центральной Азии, составляют группу, объединяемую в род *Semenovia*, а виды, встречающиеся в южной части Средней Азии и Передней Азии, — в род *Platytaenia*.

Таким образом, изучение всех видов рода *Semenovia* в широком понимании, включая виды с территории Ирана и из Гималаев, показало, что роды *Semenovia* и *Platytaenia* являются ксерофильными дериватами рода *Heracleum*, и вероятно, эволюция этих родов шла параллельно друг другу. Если принять род *Heracleum* в широком объеме, то оба рода можно включить в его состав, но уже как два отдельных подрода. В узком понимании все эти 3 рода можно считать самостоятельными.

Роды *Semenovia* и *Platytaenia* нуждаются в дальнейших исследованиях с применением различных методов систематики. При просмотре анатомических срезов плодов некоторых видов родов *Semenovia*, *Zosima*, *Malabaila*, *Platytaenia* мы не обнаружили существенных различий в их строении. Из работы Л. К. Сафиной и Л. Е. Гусака (1976), изучавших анатомию плодов представителей трибы *Pastinaceae*, следует тот же вывод.

Название рода *Platytaenia* нуждается в замене, так как еще в 1882 г. F. A. M. Kuhn описал под этим названием новый род из папоротников. Таким образом, род Невского и Введенского является поздним омонимом. Предлагаются новое название и новые комбинации туркменских видов.

Neoplatytaenia Geldykh. nom. nov. — *Platytaenia* Nevski et Vved. 1937, Тр. бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 4 : 270 non *Platytaenia* Kuhn (1882). Die gruppe der chaetopterides unter den *Polypodiaceen*.

Typus: *Neoplatytaenia pamirica* (Lipsky) Geldykh. (*Platytaenia pamirica* (Lipsky) Nevski et Vved., *Zosima pamirica* Lipsky).

1. **N. dichotoma (Boiss.) Geldykh. comb. nov.** — *Zosima dichotoma* Boiss. 1845, Diagn., ser. 1, 6 : 63.

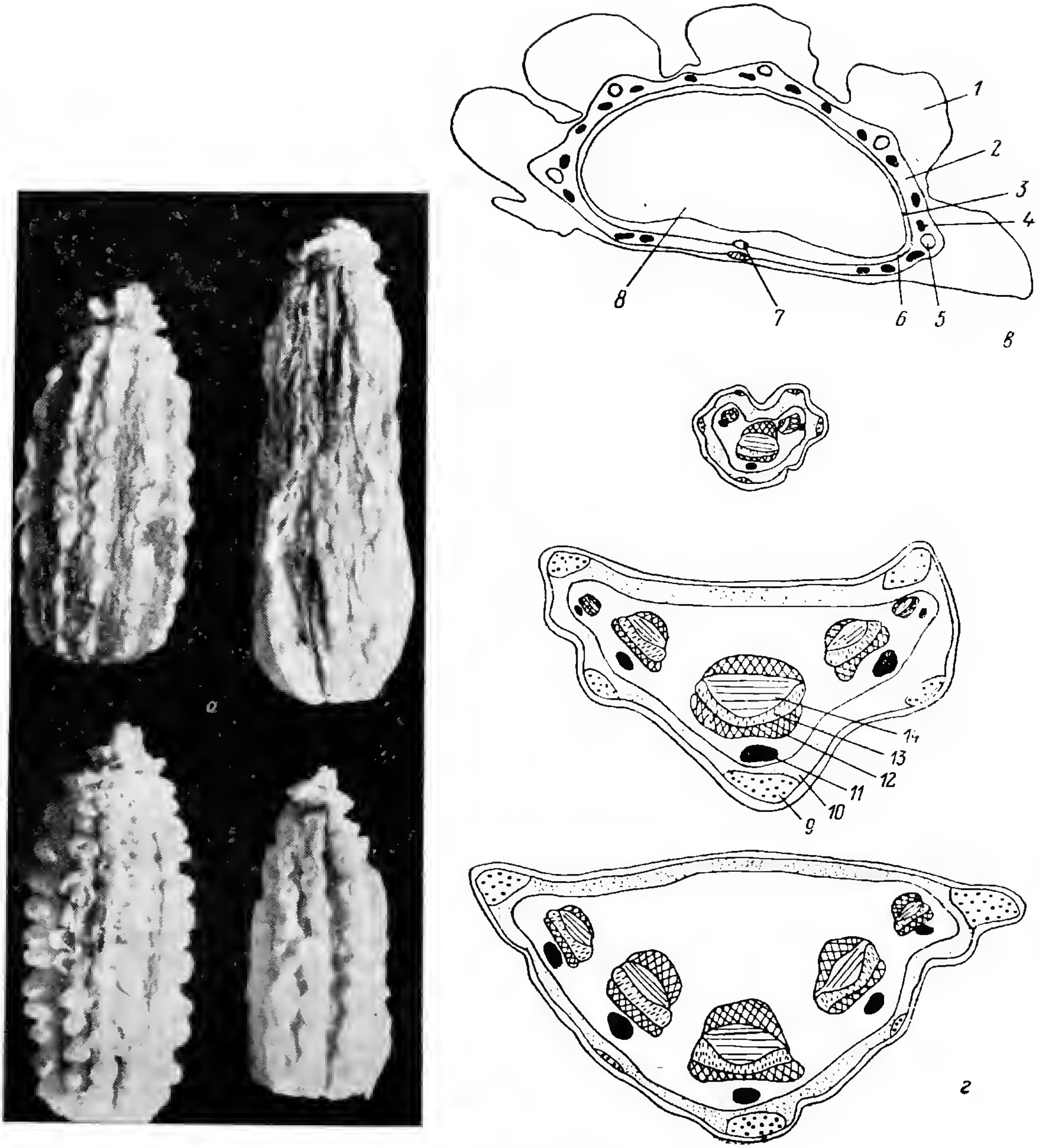
Typus: «In rupibus ad fontem Tscheshme Pias montis Kuh-Daëna Persiae australis, Kotschy, N 783» (G).

2. **N. pimpinelloides (Nevski) Geldykh. comb. nov.** — *Platytaenia pimpinelloides* Nevski, 1937.

Typus: «In pratis stepposis lapidosis cum Eremuro kaufmannii sub cacuminibus montium Kuhitang supra pagum Chodsha-fil, 17 VII, N 883 Nevsky» (LE).

3. Род *Ormopterum* Schischk.

В системе семейства этот род помещен между родами *Ledebouriella* Wolff и *Szovitsia* Fisch. et Mey. (Шишкин, 1950; Определитель. . ., 1983). Однако положение его в семействе требует уточнения. С этой целью нами было проведено морфологическое, анатомическое, палинологическое изучение *Ormopterum turcomanicum* (Korov.) Schischk. и сравнение его с родом *Ledebouriella*, исследованным *Н. М.* Федорончуком (1978, 1983) и В. М. Виноградовой (1987), и родом *Hyalolaena*, обработанным М. Г. Пименовым и Е. В. Клюйковым (1982).



Ormopterum turcomanicum.

а — внешний вид плода; *б* — лепесток; *в* — схема поперечного среза мерикарпия: *1* — экзокарпий, *2* — мезокарпий, *3* — эндокарпий, *4* — секреторные канальцы, *5* — реберный проводящий пучок, *6* — семенная оболочка, *7* — проводящий пучок фуникулуса, *8* — эндосперм; *г* — схема поперечного среза черешка: *9* — колленхима, *10* — паренхима, *11* — секреторный каналец, *12* — склеренхима, *13* — флоэма, *14* — ксилема.

Род был выделен Шишкиным (1950) как монотипный из ранее описанного Коровиным (1948) вида *Hyalolaena turcomanica* Korov. Позднее E. Nasir (Nasir, Ali, 1972) нашел еще один вид *Ormopterum tuberosum* E. Nasir в Белуджистане (Пакистан), который от предыдущего вида отличается формой и размером плода, наличием в мезокарпии многочисленных секреторных канальцев.

Плоды у *Ormopterum turcomanicum* продолговатые, покрытые поперечными складками, которые не всегда выражены, т. е. у некоторых плодов даже на одном растении они, вытягиваясь, переходят в волнистое ребро, похожее на ребро *Hyalolaena jaxartica* (рис. 1, *а*).

У видов рода *Ledebouriella* поверхность плода совершенно иная: ребра бугорчато-узловидные.

Мерикарпий *O. turcomanicum* в поперечном сечении сжат со спинки. Ребра крыловидные, образованные за счет увеличенных клеток экзокарпия (рис. 1, *в*). Аналогичное строение имеют ребра на плодах *Hyalolaena jaxartica*. Такие же выступающие ребра на плодах у видов рода *Ledebouriella*, но они образованы не путем увеличения клеток экзокарпия, а за счет развития всей реберной части перикарпия.

Мезокарпий плодов *Ormopterum*, как и у *Hyalolaena*, паренхиматический, состоит из тонкостенных клеток. В ребрах проходит по одному проводящему пучку. Совершенно другой тип мезокарпии в плодах у *Ledebouriella*. Его паренхиматические клетки со щелевидно-сетчатыми порами. Ребра имеют по два сосудисто-волокнистых пучка и остатки склеренхимы.

Эндокарпий у *Ormopterum* и *Hyalolaena* одинаковый — однослойный, состоит из вытянутых в тангентальном направлении клеток. У *Ledebouriella* эндокарпий многослойный, состоящий из 3—4 слоев тонкостенных тангентально вытянутых клеток.

Лепестки у *Ormopterum* яйцевидные, слабовыемчатые, с короткой, загнутой внутрь верхушкой (рис. 1, *б*). Такие же лепестки у видов рода *Hyalolaena*. Напротив, у *Ledebouriella* они продолговатые, с загнутой внутрь верхушкой, вдоль жилки проходит хорошо заметный септированный секреторный каналец. У предыдущих двух родов этот каналец слабо заметен.

Черешки у *Ormopterum turcomanicum* в поперечном сечении треугольные, с адаксиальной стороны почти плоские, с абаксиальной — с чуть заметными ребрами, голые. Проводящие пучки периферические, с хорошо выраженной склеренхимной обкладкой. Секреторные канальцы развиты по одному с абаксиальной стороны проводящих пучков (рис. 1, *г*). Черешки родов *Hyalolaena* и *Ledebouriella* имеют очень сходное строение с родом *Ormopterum*.

Таким образом, по изученным морфолого-анатомическим признакам видно, что род *Ormopterum* существенно отличается от рода *Ledebouriella* и очень сходен с родом *Hyalolaena*.

Нами было проведено исследование пыльцевых зерен одного вида *Ormopterum* и 2 видов *Hyalolaena* с использованием светового и электронного (сканирующего) микроскопов.[2] Эти виды и роды по морфологическим и анатомическим признакам очень близки.

1. *Ormopterum turcomanicum* (Korov.) Schischk. (табл. I, *1—4*). Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, вытянуто-эллипсоидальные, в очертании с полюса треугольно-округлые, с экватора вытянуто-эллиптические, полярная ось 26.2—29.2 мкм, экваториальный диаметр 12.5—15.0 мкм. Борозды недлинные, 17.8—19.5 мкм, узкие. Оры почти округлые с ровными краями. Экзина покровно-столбиковая, на полюсе 2.1 мкм толщиной, на мезокольпиуме утолщается до 2.5—3.3 мкм, скульптура мелкосетчатая, ячеи сетки с небольшими просветами, толстыми стенками, выстраиваясь, образуют полоски, ориентированные в разных направлениях, покров ровный на полюсе, сильно волнистый на мезокольпиуме, в оптическом сечении с экватора имеет определенное очертание. Стерженьки хорошо заметные, расставленные, покров по толщине равен подстилающему слою и эндэкзине. Цвет желтый. Пыльцевые зерна *Ormopterum turcomani-*

---

[2] Выражаю благодарность В. Ф. Тарасевич за оказанную помощь в исследовании пыльцевых зерен.

сит очень близки к пыльцевым зернам *Hyalolaena lipskyi* по размерам, очертанию, строению апертур и скульптуре поверхности.

Исследованные образцы: 1 — совхоз «Равнина», колодец Киз-Баба, закрепленные пески, 23 V 1954, Н. Башкатова (ASH), 2 — Карабиль, сев. Мечетли, на закрепленных песках, 7 VI 1964, Б. Бердыев (ASH); 3 — Карабиль, к западу от заставы Ишмет-Пест, на слабозакрепленных супесях, 10 VI 1964, Б. Билолов (ASH).

2. *Hyalolaena jaxartica* Bunge (табл. II, *1—4*). Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, вытянуто-эллипсоидальные; в очертании с полюса треугольно-округлые, с экватора вытянуто-эллиптические, полярная ось 30.0—32.0 мкм, экваториальный диаметр 13.5—17.0 мкм. Борозды недлинные, 18.0 мкм длиной, узкие, мембрана борозд гладкая, щелевидная. Оры квадратные, мелкие, иногда несколько сжатые в средней части. Экзина покровностолбиковая, на апокольпиуме 1.7—2.6 мкм, на мезокольпиуме утолщается до 2.6—3.6 мкм. Скульптура разорванно-сетчатая, ячеи с мелкими просветами, нерегулярными стенками, иногда стенки, соединяясь, образуют беспорядочные полоски, чередующиеся с неопределенной формой бугорков, столбики хорошо заметные, длинные, палочковидные, покров и экзина тонкие, покров ровный на полюсах и сильно волнистый на мезокольпиумах. Цвет желтый. Пыльцевые зерна *H. jaxartica* очень близки к *H. lipskyi* и *Ormopterum turcomanicum*, отличаются лишь несколько более крупными размерами, характером скульптуры и очертанием оры.

Исследованные образцы: 1 — окрестности оз. Ак-Суат, верстах в 50 к востоку от оз. Таилак-Кул, система озер низовья р. Сары-Су, V 1914, И. М. Крашенинников (LE); 2 — Тургайская обл., окр. урочища Тес-булак, полынно-боялычная степь, на третичных песчаниках, 1 VI 1914, И. М. Крашенинников (LE); 3 — Узбекистан, Бухарская обл., сопки южного склона гор Мурук-тау, полынная пустыня, 24 V 1948, Л. Е. Родин, Г. В. Аркадьев (LE).

3. *Hyalolaena lipskyi* (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov (*Muretia oeroilanica* Korov., *Scaligeria lipskyi* Korov.), (табл. III, *1—3*). Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, вытянуто-эллипсоидальные, в очертании с полюса треугольно-округлые, с экватора вытянуто-эллиптические, полярная ось 27.5—30 мкм, экваториальный диаметр 13.0—14.5 мкм. Борозды узкие, щелевидные, короткие, с закругленными концами, 14.8—16.6 мкм длиной, мембраны скульптированы как общая поверхность зерна. Оры мелкие, округлые, диаметром 2.5—2.7 мкм, или слегка вытянутые по экватору, размером 1.4—2.0 мкм. Экзина неравномерная по толщине, на анокольпиуме 1.6—2.2 мкм, на мезокольпиуме утолщается до 3.2 мкм, скульптура сетчатая, ячеи мелкие, вытянутые в разных направлениях, просветы маленькие, слегка вытянутые, стенки ячей широкие, покров на полюсе ровный, на мезокольпиуме волнистый, стерженьки расставленные, четкие, довольно длинные, покров почти равен по толщине подстилающему слою и эндэкзине. Цвет желтый.

Исследованные образцы: 1 — Бадхыз, кордон Кепеля, 6 VI 1976, В. П. Бочанцев (LE); 2 — Бадхызский гос. заповедник, Кепеля, 27 VI 1972, Т. Горелова (LE).

Изучение пыльцевых зерен родов *Ormopterum* и *Hyalolaena* показало, что различия между ними очень незначительные и свидетельствуют о близком родстве.

Анализ основных систематических признаков родов *Ledebouriella*, *Hyalolaena* и *Ormopterum* показал, что род *Ormopterum* резко отличается от рода *Ledebouriella*, с которым его сближали и помещали рядом во всех системах семейства зонтичных. Род *Ormopterum* оказался очень близким к роду *Hyalolaena*, поэтому в системе семейства мы располагаем его между родами *Elaeosticta* Fenzl. и *Hyalolaena*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова В. М. К вопросу о самостоятельности видов рода *Ledebouriella* H. Wolff (*Apiaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 148—155. — *Виноградова В. М., Камелин Р. В.* Заметки о некоторых видах *Semenovia* Regel et Herd и *Ferula* L. (*Apiaceae*) из Монголии и Китая // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 95—101. — *Коровин В. П.* Новые виды зонтичных флоры Узбекистана 2 // Ботан. материалы (Ташкент). 1948. Вып. 12. С. 13—32. — *Липский В. И.* Материалы для флоры Средней Азии. I // Тр. Петербург. ботан. сада. 1904. Т. 23, вып. 1. С. 154—157. — *Манденова И. П.* Материалы по систематике трибы *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden. (*Umbelliferae — Apioideae*) // Тр. Тбил. ботан. ин-та, 1959. Т. 20. С. 3—57. — *Невский С. А.* Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1937. Вып. 4. С. 199—346. — *Определитель* растений Средней Азии. Ташкент: Изд-во ФАН УзбССР, 1983. Т. 7. 413 с. — *Пименов М. Г., Клюйков Е. В.* Критический анализ родов *Hyalolaena* и *Hymenolyma* и близких к ним таксонов *Umbelliferae — Apioideae* // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 7. С. 873—889. — *Сафина Л. К., Гусак Л. Е.* К анатомической характеристике плодов зонтичных (*Pastinaceae*) // Тр. Ин-та ботан. АН КазССР. 1976. Т. 35. С. 116—132. — *Федорончук Н. М.* Карпоанатомическое исследование некоторых видов *Trinia*, *Rumia* и *Ledebouriella* (*Apiaceae*) для целей систематики // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 8. С. 1102—1120. — *Федорончук Н. М.* Систематика, география и филогения родов триния, румия и ледебуриелла. Киев: Наук. думка, 1983. 173 с. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 17. С. 268—273. — *Флора* Узбекистана. Ташкент: Изд-во ФАН УзбССР, 1959. Т. 4. С. 461—466. — *Шишкин Б. К.* Род *Ormopterum* Schischk. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 16. С. 363—364. — *Шишкин Б. К.* Род *Seseli* L. // Там же. С. 483—524. — *Bieberstein F. A. M.* Tableau des provinces situees sur la côte occidentale de la mer Caspienne entre les fluves Terec et Koura. Petersbourg, 1798. 120 p. — *Bieberstein F. A. M.* Beschreibung der Länder zwischen den Flussen Terec und Kuram Caspischen Meere mit einem botanischen Anhang. 1800. 211 S. — *Fischer F. E., Meyer C. A.* Diagnoses plantarum novarum, a Cl. Al. Schrenk, anno 1844, in Songaria lectarum. Menipulus ultimus // Bull. Phys.-math. Acad. Sci. (Petersb.) 1845. T. 3, N 2. P. 305—309. — *Kuhn F. A. M.* Die Gruppe der Chaetopterides unter den Polypodiaceen. Berlin, 1882. — *Nasir E., Ali S. L.* *Umbelliferae* // Flora of West Pakistan. Rawalpindi, 1972. N 20. 169 p. — *Sprengel C.* Systema vegetabilium. Editio decima sexta, curante Curtio Sprengel. 1825. Vol. 1. P. 900.

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 2 XI 1987.

УДК 582.736.7 (47+57)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Ю. Р. Росков

НОВЫЕ ВИДЫ И НОВЫЕ НОМЕНКЛАТУРНЫЕ КОМБИНАЦИИ В РОДАХ *LUPINASTER*, *CHRYSASPIS*, *TRIFOLIUM* И *AMORIA* (*FABACEAE*)

Yu. R. ROSKOV. THE NEW SPECIES AND NEW NOMENCLATURE COMBINATIONS IN THE GENERA *LUPINASTER*, *CHRYSASPIS*, *TRIFOLIUM* AND *AMORIA* (*FABACEAE*)

В статье приводятся описания двух новых видов: *Lupinaster popovii* и *Trifolium lenkoranicum*, новые номенклатурные комбинации видов из родов *Lupinaster*, *Chrysaspis*, *Amoria*.

Клевера, произрастающие в СССР, относятся к 4 самостоятельным родам: *Lupinaster* Fabr., *Chrysaspis* Desv., *Amoria* C. Presl, *Trifolium* L. s. str. (Бобров, 1987; Росков, 1989). Род *Amoria* мы понимаем в более широком объеме, чем C. Presl (1830), включая в него группы *Amoria* C. Presl, *Galearia* C. Presl, *Mistyllus* C. Presl, *Micranthemum* C. Presl в ранге подродов. Ниже приводятся два новых вида из родов *Lupinaster* и *Trifolium* и новые комбинации для видов родов *Lupinaster*, *Amoria* и *Chrysaspis*.

При ревизии сборов *Lupinaster pentaphyllus* Moench s. l. (=*Trifolium lupinaster* L.), хранящихся в Гербарии Ботанического института АН СССР (LE),

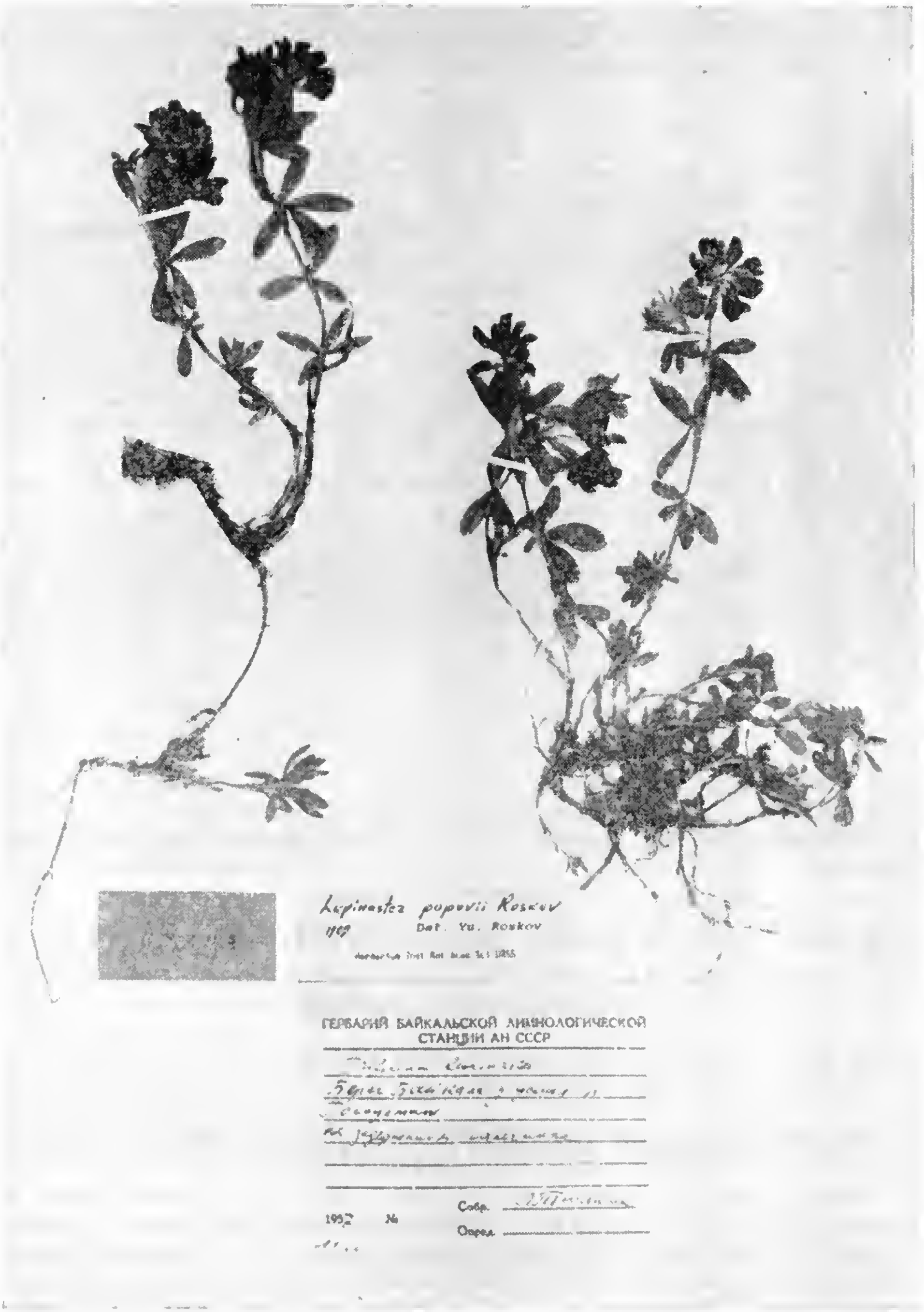

Lupinaster popovii Roskov
Det. Yu. Roskov
ГЕРБАРИЙ БАЙКАЛЬСКОЙ ЛИМНОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ АН СССР
Собр.
195
№
Опред.

Рис. 1. Голотип вида *Lupinaster popovii.*

были обнаружены экземпляры, произрастающие на юго-западном и юго-восточном берегу оз. Байкал, которые отличаются невысокими многочисленными стеблями, мелкими листочками и цветками. Эти растения относятся к форме *T. lupinaster* f. *thermorum* Bobr., указанной Е. Г. Бобровым (1939, 1947) для Монголии (Хангай, Хэнтэй). Проанализировав растения, характеризующиеся такими признаками, на протяжении всего ареала их распространения (хребты Хангай, Бурэигийн-Нуру, нагорье Хэнтэй в Монголии, Большой Хинган в Китае, хребты Хамар-Дабан и Приморский юго-восточного побережья Байкала в СССР), мы пришли к выводу о принадлежности их к самостоятельному виду.

Lupinaster popovii Roskov, sp. nov. — *Trifolium lupinaster* L. forma *thermorum* Bobr. 1939, Президенту АН СССР Комарову: 137, descr. ross. — *T. lupinaster* L. var. *pumilum* M. Pop. 1966, в: Попов, Бусик, Консп. фл. побер. оз. Байкал: 213; М. Попов, 1957, Фл. Средн. Сиб.: 323. — Люпинник Попова (рис. 1).

Planta perennis radice palari praedita. Caules numerosi, caespitantes, (8) 10—20 (30) cm alt., tenues (basi haud ultra 1.5 mm. crassi). Foliola parva, 1.7—2.5 cm. lg., 0.4—0.6 cm. lt., oblanceolata vel rarius lanceolata. Capitulum ca. 2.5 cm. diam. Flores parvi, 1.2—1.3 cm. lg., atro-violacei.

A specie affini *L. pentaphyllus* Moench caulibus numerosis humilibus, foliolis et floribus parvis differt.

Typus: ripa lacus Bajkal prope ostium fluminis Goloustnaya. In glareoso herboso. 11 VII 1957, L. Tjulina (LE, cum isotypo).

Стержнекорневой многолетник с сохраняющимся главным корнем. Стебли многочисленные, образующие дерновину, (8) 10—20 (30) см выс., тонкие (в основании по толщине не превышают 1.5 мм). Листочки мелкие, 1.7×0.4—2.5××0.6 см, обратноланцетные или реже ланцетные. Соцветие около 2.5 см в диам. Цветки мелкие, 1.2—1.3 см дл., темно-фиолетовые. Цв. VII, пл. VIII.

Тип: берег Байкала у устья р. Голоустной. На задернованном галечнике. 11 VII 1957, Л. Тюлина.

Произрастает на задернованных каменистых склонах, галечниках, на лугах по берегам водоемов.

Распространен по юго-западному и юго-восточному побережью Байкала (хребты Приморский и Хамар-Дабан), в Монголии и на северо-востоке Китая.

Вид назван в честь известного ботаника М. Г. Попова.

Таким образом, вид-агрегат *L. pentaphyllus* Moench s. l. на протяжении своего ареала распадается на ряд хорошо морфологически отличимых географических рас в ранге видов.

L. litwinowii (Iljin) Roskov, comb. nov. — *Trifolium litwinowii* Iljin, 1963, Мат. ист. фл. растит. СССР, 4 : 213; Ильин, Трухалева, 1960, Докл. АН СССР, 132, 1 : 219, nom. nud.

L. albus Link, 1831, Handb. Erkenn. 2 : 174. — *Trifolium spryginii* Belaëva et Sipl. 1975, Ботан. ж., 60, 6 : 819.

L. pentaphyllus Moench s. str.

L. pacificus (Bobr.) Latsch.

L. baicalensis (Belaëva et Sipl.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium baicalense* Belaëva et Sipl. 1975, Бот. журн. 60, 6 : 819.

L. popovii Roskov.

К роду *Lupinaster* мы также относим эндемичный вид из Уссурийского края **L. gordejevii (Kom.) Roskov, comb. nov.** — *Medicago gordejevii* Kom. 1932, в: Комаров, Клобукова-Алисова, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 661.— *Trifolium gordejevii* (Kom.) Z. Wei, 1980, Bull. Bot. Lab. North-East. Forest. Inst. 9 : 82; Павлова, 1989, Сосуд. раст. Сов. Дальн. Вост. 4 : 330.

В Талыше произрастает раса *Trifolium pratense* L., отличающаяся густо оттопыренно опушенными в верхней части (под соцветием) стеблями, постепенно суженными в удлиненное остевидное окончание прилистниками и голыми в нижней трети зубцами чашечки. Она впервые была описана (без латинского диаг-

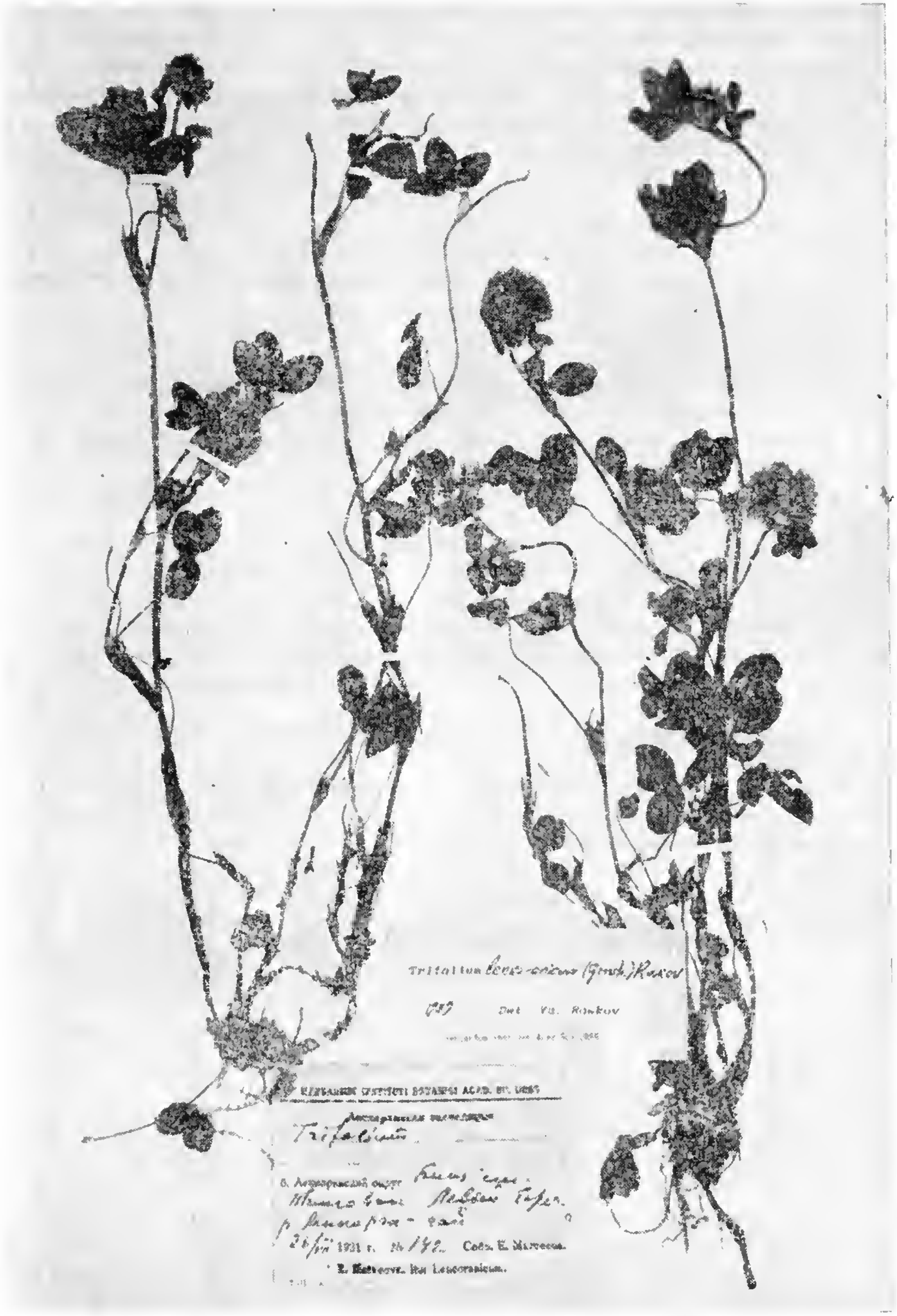


Рис. 2. Гербарный лист вида *Trifolium lenkoranicum.*

Ленкоранский округ, близ сел. Тангован, левый берег р. Ленкоран-чай, 26 VII 1931, № 142, Е. Матвеева (LE).

ноза и указания типа) А. А. Гроссгеймом в 1-м изд. «Флоры Кавказа» как *T. pratense* var. *lenkoranicum* Grossh. (Гроссгейм, 1930). На наш взгляд, эта раса должна быть принята в ранге вида.

Trifolium lenkoranicum (Grossh.) Roskov, comb. et stat. nov. — *T. pratense* L. var. *lenkoranicum* Grossh. 1930, Фл. Кавк. 2: 285, descr. ross. — Клевер ленкоранский (рис. 2).

Planta perennis, radice palari praedita. Caules superne dense patentim pilosi. Foliola obovata, 1.7—2.5 cm. lg., 1.3—1.6 cm. lt., relative dense pubescentia, stipulae in apiculum aristiforme 4 mm. lg. sensim attenuatae. Capitula terminalia, solitaria, globosa, 2.5—2.7 cm. diam. Flores relative parvi, 1.3 cm. lg.; vexilli lamino cuneatim angustato, apice truncato sine emarginaturae; aliorum dentibus angustis. Calycis dentes in tertia parte inferiore glabri.

A specie affini *T. pratense* L., caulibus superne dense patentim pilosis, stipulis in apiculum aristiforme 4 mm. lg. sensim attenuatis, vexilli apice sine emarginaturae differt.

Lectotypus: prov. Baku, distr. Lenkoran, Zardalju. In silva. 3 VI 1917, A. Grossheim. (TBI).

Стержнекорневой многолетник, (20) 30—40 см выс. Стебли ветвистые, в верхней части густо оттопыренно опушенные. Листочки обратнояйцевидные, 1.7×1.3—2.5×1.6 см, относительно густо опушенные; прилистники постепенно суженные в остевидное окончание 4 мм дл. Соцветия верхушечные, одиночные, шаровидные, 2.5—2.7 см в диам., с оберткой из широких прилистников верхнего листа. Цветки относительно мелкие, 1.3 см; отгиб флага клиновидно суженный, с усеченной верхушкой без выемки; зубец весла узкий. Зубцы чашечки в нижней трети голые, верхние равны по длине трубке, нижние почти вдвое длиннее ее. Цв. VI—VII, пл. VII—VIII.

Лектотип: Бакинская губ. Ленкоранский уезд, Зардалу. В лесу. 3 VI 1917, А. Гроссгейм.

Произрастает в лесном поясе Талыша (Ленкоранский р-н) (LE, TBI, BAK). Вне пределов СССР этот вид, по-видимому, встречается в приграничных районах Ирана.

Новые номенклатурные комбинации видов рода *Amoria* C. Presl:

A. elizabethae (Grossh.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium elizabethae* Grossh. 1929, Журн. русск. бот. общ. 14, 2 : 309.

A. egrissica (Micheev et Magul.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium egressicum* Micheev et Magul. 1987, Бот. журн. 72, 9 : 1256.

A. ruprechtii (Tamamsch. et Fed.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium ruprechtii* Tamamsch. et Fed. 1949, Бот. журн. 34, 2 : 164.

A. bobrovii (Chalilov) Roskov, comb. nov. — *Trifolium bobrovii* Chalilov, 1950, Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, 12 : 119.

A. bordzilowskyi (Grossh.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium bordzilowskyi* Grossh. 1929, Журн. русск. бот. общ. 14, 2 : 311.

A. spumosa (L.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium spumosum* L. 1753, Sp. Pl.: 771.

A. vesiculosa (Savi) Roskov, comb. nov. — *Trifolium vesiculosum* Savi, 1798, Fl. Pis. 2 : 165.

A. fragifera (L.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium fragiferum* L. 1753, Sp. Pl.: 772.

A. bonannii (C. Presl) Roskov, comb. nov. — *Trifolium bonannii* C. Presl, 1822, Delic. Prag.: 51.

A. physodes (Stev. ex Bieb.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium physodes* Stev. ex Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 217.

A. raddeana (Trautv.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium raddeanum* Trautv. 1887, Acta Hort. Petrop. 10 : 105.

A. tumens (Stev. ex Bieb.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium tumens* Stev. ex Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 217.

A. talyschensis (Chalilov) Roskov, comb. nov. — *Trifolium talyschense* Chalilov, 1950, Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, 12 : 118.

A. resupinata (L.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium resupinatum* L. 1753, Sp. Pl.: 771.

A. tomentosa (L.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium tomentosum* L. 1753, Sp. Pl.: 771.

A. suffocata (L.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium suffocatum* L. 1771, Mantissa Alt.: 276.

Новые номенклатурные комбинации видов рода *Chrysaspis* Desv.:

Ch. karatavica (Pavl.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium karatavicum* Pavl. 1950, Вестн. АН КазССР, 3 : 27.

Ch. rytidosemia (Boiss. et Hohen.) Roskov, comb. nov. — *Trifolium rytidosemium* Boiss. et Hohen. 1849, Diagn. Pl. Nov. 1, 9 : 29.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. О люпиновом клевере *Trifolium lupinaster* L. // Президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову . . . Л., 1939. С. 130—142. — *Бобров Е. Г.* Виды клеверов СССР // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1. 1947. Т. 6. С. 84—162. — *Бобров Е. Г. Trifolium. Lupinaster. Chrysaspis* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 6. С. 195—212. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Тифлис, 1930. Т. 2. 438 С. — *Попов М. Г.*, *Бусик В. В.* Конспект флоры побережий озера Байкал. М., Л.: Наука, 1966. 216 с. — *Росков Ю. Р.* О направлениях эволюции и основных таксономических подразделениях в группе *Trifolium s*. l. (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74, N 1. С. 36—43. — *Presl K. B.* Symbolae botanicae . . . Pragae, 1830. Vol. 1. P. 44—50.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 X 1989.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.594.2 : 581.9 (597)

© 1990

Л. В. Аверьянов, Зыонг Дык Гуен

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СЕМЕЙСТВА *ORCHIDACEAE* ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

L. V. AVERYANOV, DUONG DUC HUYEN. NEW AND RARE SPECIES OF THE *ORCHIDACEAE* FAMILY IN THE VIETNAMESE FLORA

Приводятся 30 новых местонахождений орхидных на территории Вьетнама, а также таксономические заметки по некоторым видам. Один род описан впервые для науки, предложены три новые номенклатурные комбинации и одно новое название в ранге вида.

В работе продолжается публикация (Аверьянов, 1988а, б, 1989; Аверьянов, Ву Нгок Лонг, 1989; Аверьянов, Зыонг Дык Гуен, 1989) данных, полученных при определении растений, собранных нами во Вьетнаме. Как и ранее, при указании местонахождений видов текст гербарных этикеток (приводящийся на языке оригинала) максимально сокращен и включает в соответствующем порядке следующую информацию: местонахождение, дату сбора, номер, фамилию или обозначение коллектора (значком LX-VN обозначаются сборы Советско-вьетнамской экспедиции), индекс Гербария, в котором хранится данный образец. Названия видов, приводящихся для Вьетнама впервые, отмечены звездочкой. Для них кроме перечисленных сведений приводятся также краткая синонимика, сведения о имеющихся в литературе изображениях, месте первоописания и хранении типа, распространение во Вьетнаме и за его пределами.

Acampe ochracea (Lindl.) Hochr.

Vungtau-Condao, Con Dao, Bay Canh (8°40′ N, 106°35′ E). 17 IV 1989 N 362 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE); Prov. Kien Giang, Tho Chu (9°58′ N, 103°26′ E). 25 VI 1989 N 560 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (NH, LE).

Acampe rigida (Buch.-Ham. ex J. E. Smith) P. F. Hunt.

Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′E). 17 VI 1989 N 480 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Aerides odorata Lour. var. *immaculata* Guillaum.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 7 I 1989 Sine N LX-VN (LE).

* *Bulbophyllum bisetoides* Seidenf. 1970, Bot. Tidsskr. 65, 4 : 354; id. 1979, Dansk Bot. Ark. 33, 3 : 108.

Icon.: Seidenf. 1979, l. c. : 108, fig. 67.

Loc. class.: Thailand («Khao Khieo, Khao Yai 13—1400 m»). Typus («GT 5861») — C.

Распространение. Вьетнам: Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 23 I 1988 Sine N LX-VN (LE). Таиланд.

Cymbidium lancifolium Hook.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 23 I 1988 Sine N LX-VN (LE).

Dendrobium aduncum Wall. ex Lindl.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao 3. 13 VI 1985 N 2389 LX-VN (HN, LE).

Dendrobium chrysotoxum Lindl.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gialu. 12 XII 1985 Sine N LX-VN (HN, LE).

Dendrobium daoense Gagnep.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 23 I 1988 Sine N LX-VN (HN, LE).

Dendrobium fimbriatum Hook.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, May Bac. 2 V 1985 N 1821 LX-VN (HN, LE).

Dendrobium hercoglossum Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 7 I 1989 N 4289 LX-VN (HN, LE).

Dendrobium linguella Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 4 I 1989 N 4137 b LX-VN (HN, LE).

Dendrobium podagraria Hook. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 7 I 1989 N 4259 LX-VN (HN, LE).

Eria amica Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 7 I 1989 Sine N LX-VN (LE).

Habenaria rhodocheila Hance.

Vunglau, Con Dao (8°40′ N, 106°35′E). 17 VI 1989 N 290 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Hetaeria oblongifolia (Blume) Blume.

Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′E). 17 VI 1989 N 502 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Liparis balansae Gagnep.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 23 I 1988 Sine N LX-VN (LE).

Ludisia discolor (Ker-Gawl.) A. Rich.

Prov. Phu Khanh, Nha Trang, Hon Tre (12°11′ N, 109°16′ E). 11 VI 1989 N 201 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE); Vungtau-Condao, Con Dao (8°40° N, 106°35′ E). 17 VI 1989 N 307 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Luisia zollingeri Reichenb. f.

Vungtau-Condao, Con Dao, Bay Canh (8°40′ N, 106°35′E). 17 VI 1989 N 369 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE).

Malaxis latifolia J. E. Smith.

Vungtau-Condao, Con Dao, Bay Canh (8°40′ N, 106°35′ E). 17 VI 1989 N 357 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Malaxis octodentata Seidenf.

Vungtau-Condao, Con Dao, Bay Canh (8°40′ N, 106°35′ E). 17 VI 1989 N 428 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Ornithochilus difformis (Wall. ex Lindl.) Schlechter.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 23 I 1988 N 0/160 LX-VN (LE); Prov. Gialai-Kontum, Tram Lap. 7 I 1989 Sine N LX-VN (LE).

Polystachya concreta (Jacq.) Garay et Sweet.

Prov. Kien Giang, Tho Chu (9°58′ N, 103°26′ E). 25 VI 1989 N 599 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE).

Rhynchostylis gigantea (Lindl.) Ridl.

Prov. Phu Khanh, Nha Trang, Hon Tre (12°11′ N, 109°16′ E). 11 VI 1989 N 238 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Robiquetia spatulata (Blume) J. K. Smith.

Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′ E). 17 VI 1989 N 302, N 311 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Thrixspermum calceolus (Lindl.) Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 7 I 1989 Sine N LX-VN. (LE).

Thrixspermum pricei (Rolfe) Schlechter.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 7 I 1989 Sine N LX-VN. (LE).

Trichoglottis seidenfadenii Aver.

Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′ E). 17 VI 1989 N 477 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE); Prov. Kien Giang, Tho Chu (9°58′ N, 103°26′ E). 25 VI 1989 N 588 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Tropidia angulosa (Lindl.) Blume.

Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′ E). 17 VI 1989 N 412, N 512 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (HN, LE).

Tropidia curculigoides Lindl.

Vungtau-Condao, Con Dao (8°40′ N, 106°35′ E). 17 VI 1989 N 535 Аверьянов, Бан, Кудрявцева. (LE).

Приводим также несколько таксономических заметок:

Cymbidium × pseudoballianum Aver., nom. nov. — *C.* × *ballianum* auct. non Rolfe, 1904: Guillaum. 1959, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2s. 31, 3 : 271.

Loc. class.: S. Vietnam («Annam: Dalat (de Sigaldi d. 212, 1955)»). Typus («Sigaldi 212») — P?

Распространение. Вьетнам: Prov. Lam Dong (Dalat).

Название *Cymbidium*×*ballianum* Rolfe, 1904, Orch. Rev. 12 : 85 относится к естественному широко культивируемому гибриду между *C. eburneum* Lindl. и *C. mastersii* Lindl., происходящему с территории Бирмы. Гибридные растения из Вьетнама имеют иную природу, поскольку родительские виды *C.*×*ballianum* здесь не встречаются; использование этого названия для вьетнамских растений поэтому едва ли возможно (Puy et Cribb, 1988, Gen. *Cymbidium*: 132, 136).

Parapteroceras Aver., gen. nov. — *Tuberolabium* auct. non Yamamoto: Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 210; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 325—327.

Typus: *Parapteroceras elobe* (Seidenf.) Aver. (=*Pteroceras elobe* Seidenf.).

7—10 sp. Континентальная Юго-Восточная Азия, Индонезия, Филиппины.

A genere proximo *Pteroceras* Hassk. genus nova polliniis integris (nec incisis vel poro minuto praeditis), caudicula brevissima suffultis retinaculo omnio fere reducto differt.

От наиболее близкого рода *Pteroceras* Hassk. новый род отличается цельными (а не надрезанными или с небольшой порой) поллиниями, расположенными на очень маленькой ножке с почти полностью редуцированным прилипальцем. Во флоре Вьетнама найден пока только один вид.

***Parapteroceras elobe* (Seidenf.) Aver. comb. nov.** — *Pteroceras elobe* Seidenf. 1969, Bot. Tidsskr. 65 : 149. — *Tuberolabium elobe* (Seidenf.) Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 327.

Icon.: Seidenf. 1969, l. c.: 149, fig. 32 (sub *Pteroceras elobe*); id. 1988, l. c.: 326, fig. 212 (sub *Tuberolabium elobe*).

Loc. class.: Thailand («. . . Khao Yai.»). Typus («GT 4397») — C.

Распространение. Вьетнам: Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 7 I 1989 Sine N LX-VN (LE). Таиланд.

К этому же роду относится **Parapteroceras carnosum (Seidenf.) Aver., comb. nov.** — *Tuberolabium carnosum* Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 327, встречающийся в Таиланде, а также, по-видимому, юго-восточно-азиатские виды — *Saccolabium erosulum* J. J. Smith, 1925, Meded. Rijksh. Leiden 53 : 13; *S. escritorii* Ames, 1915, Orchid. 5 : 227; *S. odoratissimum* J. J. Smith, 1905, Fl. Buitenz. 6 : 645; *S. quisumbingii* Williams, 1938, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 6 : 110 и *S. sarcochiloides* Schlechter, 1911, Orchis 5 : 61.

Thrixspermum insularum (Aver.) Aver., comb. nov. — *Pteroceras insularum* Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 3 : 426.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Новые и редкие виды орхидных (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1988а. Т. 73, № 5. С. 720—729. — *Аверьянов Л. В.* Новые и редкие виды семейства *Orchidaceae* во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1988б. Т. 73, № 6. С. 892—898. — *Аверьянов Л. В.* Новые и редкие виды семейства *Orchidaceae* во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 9. С. 1347—1355. — *Аверьянов Л. В., Ву Нгок Лонг.* Редкие виды рода *Eria* (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 10. С. 1518. — *Аверьянов Л. В., Зыонг Дык*

Гуен. Редкие виды рода *Dendrobium* (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 11. С. 1667—1668.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 XI 1989.

УДК 582.594.2 : 581.9 (575.4)
© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Х. К. Суханкулиев

НАХОДКА *ZEUXINE STRATEUMATICA* (*ORCHIDACEAE*) В ТУРКМЕНИСТАНЕ

Kh. K. SUKHANKULIYEV. A RECORD OF *ZEUXINE STRATEUMATICA* (*ORCHIDACEAE*) IN TURKMENISTAN

До сих пор в пределах Туркменистана встречаются виды, ранее не зарегистрированные в его флоре. Весной 1989 г. при обследовании долины, прилегающей к территории колхоза «40 лет ТССР» Ходжамбасского р-на, что расположен в восточной Туркмении, на правом берегу Амударьи найдена не большая орхидея — зевскине шлемовидная. Она распространена в Средней Азии, Афганистане, Иране, Индии, Пакистане, Цейлоне, Бирме, Филиппинах, Китае, Японии. Самая северная граница ареала зевскине шлемовидной теперь проходит по Туркмении. Здесь она растет на влажных, иногда заболоченных участках, в ценозах гидрофитона и в основном в дернинах дикого сахарного тростника *Saccharum spontaneum*. Открытые участки, где растет зевскине шлемовидная, используются в качестве пастбищ для крупного рогатого скота.

Зевскине шлемовидная — представитель семейства орхидных, числится в списке «Редких и исчезающих видов флоры СССР» (1981). Как редкое растение в пределах Туркменистана оно должно быть включено во второе издание «Красной книги Туркменской ССР», а его естественное местонахождение необходимо объявить охраняемой территорией. Для подробного изучения биологических особенностей в дальнейшем желательно его интродуцировать в Центральном ботаническом саду Академии наук Туркменской ССР.

Ниже приводим основные литературные источники по этому виду. *Zeuxine strateumatica* (L.) Schlechter, 1911, Engl. Bot. Jahrb. 45 : 394; Невский, 1935, Фл. СССР, 4 : 640; Черняк. 1941, Фл. Узбек. 1 : 530; Григ. 1963; Фл. Тадж. ССР, 2 : 406; Бондар. 1971, Опр. раст. Средн. Азии, 2 : 145. — *Orchis strateumatica* L. 1753, Sp. Pl.: 943. — *Zeuxine sulcata* (Roxb.) Lindl. in Royle, 1839, Illustr. Bot. Himal. Mount.: 368; Федч., 1908, Русск. бот. журн. 5—6 : 193 — зевскине шлемовидная.

Местонахождение. Туркменская ССР, Ходжамбасский р-н, на песчано-иловатых наносах правого берега р. Амударьи, в 3—5 км к юго-востоку от колхоза «40 лет ТССР», в дернинах дикого сахарного тростника, 10 IV 1989, Х. К. Суханкулиев.

Гербарные образцы *Z. strateumatica* (L.) Schlechter хранятся в гербариях Ботанического института АН СССР (LE) и в Институте ботаники АН Туркменской ССР (ASH).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981. 264 с.

Центральный ботанический сад АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 5 IX 1989.

УДК 581.9 (571.57) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Н. В. Степанов

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В КРАСНОЯРСКОМ КРАЕ

N. V. STEPANOV. FLORISTIC RECORDS IN THE KRASNOYARSK TERRITORY

В результате флористических исследований в южной части Красноярского края в 1985—1988 гг. было выявлено 12 редких и 15 новых для Красноярского края видов.

За время флористических исследований на юге Красноярского края в правобережной части Западного Саяна и в окр. г. Красноярска в 1985—1988 гг. был выявлен ряд новых и редких для Красноярского края видов и подвидов высших сосудистых растений. Гербарные образцы упоминающихся в статье растений хранятся в гербарии Красноярского педагогического института (KRAS) и частично в гербариях Института леса и древесины и Красноярского университета, дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Выражаю глубокую признательность Д. И. Назимовой и Л. И. Кашиной за помощь в написании статьи и определении растений. Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

Редкие для Красноярского края виды

1. *Liparis loeselii* (L.) Rich. Редкая орхидея, занесена в «Красную книгу РСФСР» (1988). Для юга Красноярского края Л. М. Черепниным (1959) приводятся 2 местонахождения. По последним литературным данным (Флора Сибири, 1987) в пределах края достоверно известно только одно местонахождение, которое и приведено на точечной карте, при этом в тексте источника *Liparis loeselii* для края не приводится совсем. Вид был собран в Ермаковском р-не на олиготрофном осоково-зеленомошно-сфагновом Киндырлыкском болоте. Произрастает на участках с застойной водой, у оснований кочек. Численность популяции низкая. Совместно произрастают: *Thelypteris palustris* Schott, *Oxycoccus palustris* Pers., *Saxifraga hirculus* L., *Cardamine pratensis* L., *Drosera rotundifolia* L., *D. anglica* Huds., *Triglochin maritimum* L., *Betula pubescens* Ehrh., *B. humilis* Schrank, *Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. rostrata* Stokes, *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo и др. В значительном количестве встречается *Epipactis palustris* (L.) Crantz. (распространен по всему болоту, проективное покрытие на отдельных участках достигает 15—20 %).

2. *Botrychium robustum* (Rupr.) Underw. Редкий в Сибири вид. Во «Флоре Сибири» (1988) приводятся формы, переходные к *B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr. Для края известен только с р. Агул. Есть указания на реликтовую природу вида (Малышев, Пешкова, 1984). Найден в 1985 г. значительно западнее известных местонахождений: в Ермаковском р-не на обрывистом берегу р. Танзыбей в 5 км выше устья в сосняке мезофильно-разнотравном у оснований стволов деревьев.

3. *Elodea canadensis* Michx. Адвентивный североамериканский вид. Для Красноярского края приводятся 3 местонахождения по р. Ангаре (Флора Сибири, 1988). Собран в р. Енисей в окр. г. Красноярска на глубине 0.7—1.0 м у берега. Здесь *E. canadensis* имеет хорошие показатели жизненности, периодически цветет.

4. *Deschampsia sukatschewii* (Popl.) Roshev. Достаточно редкое для края растение. Известны 2 местонахождения с Восточного Саяна (Черепнин, 1959; Ревердатто, 1964). Собран в высокогорьях Западного Саяна на переувлажненных, открытых участках близ трассы.

5. *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. Рудеральный вид, произрастание которого на территории Красноярского края являлось спорным. Приводился Черепниным

(1967) для окр. оз. Инголь. Ввиду отсутствия образцов из края в Гербарии им. П. Н. Крылова Томского университета вид был исключен из флоры региона как исчезнувший (Положий, 1980). Неоднократно собирался в Ермаковском р-не во всех обжитых местах в 1985—1988 гг.

6. *Centaurea jacea* L. Указывался Черепниным (1967) для 5 пунктов юга Красноярского края. Однако сборы В. П. Голубинцевой из 2 пунктов края, хранящиеся в Гербарии Томского университета, которые также цитировал Черепнин, оказались переходными к *Centaurea phrygia* L. Вследствие этого вид был исключен из флоры Красноярского края (Копанева, 1980а). В 1988 г. вид был собран в Каратузском р-не в окр. д. Киндырлык на суходольном лугу. Наши образцы хорошо отличаются от *C. phrygia* отсутствием хохолка на семянках и являются типичными для *C. jacea*.

7. *Hieracium*×*ambiguum* Ehrh. (*H. glomeratum* Froel.). Вид гибридного происхождения. Родительские виды — *H. caespitosum* Dumort. и *H. cymosum* L. (Черепанов, 1981). Вид приводился Черепниным (1967) по сборам И. М. Красноборова на Кутурчинском белогорье и в окр. пос. Мина. Кроме этого, в Гербарии KRAS хранятся сборы 1957—1967 гг. из 6 пунктов края. По последним данным, во флору края не входит (Вылцан, 1980а). Собран в 1988 г. в Ермаковском р-не в окр. пос. Танзыбей на Китаевой горе в сосняке разнотравном.

8. *Arctium leiospermum* Juz. et C. Serg. Черепниным указывался для Ермаковского р-на по сборам Н. М. Мартьянова 1889 и 1893 гг. В связи с отсутствием сборов этого вида в последующее время *A. leiospermum* был исключен из состава флоры Красноярского края (Вылцан, 1980б). По нашим данным, этот вид является довольно распространенным в Ермаковском р-не. Неоднократно собирался из многих пунктов: просека в пихтарнике с осиной у р. Черный Танзыбей, территория лесопитомника Ермаковского лесхоза, окр. д. Григорьевка, Черная Речка, пос. Танзыбей, Червизюль, вырубки по ЛЭП и др. Встречается обычно по обочинам дорог совместно с *A. tomentosum* Mill.

9, 10. Комплекс редких для края видов обнаружен на выходах известняков в верховьях р. Первой Белой, притока Большого Кебежа, на северных макросклонах хр. Кулумыс. Это неморальные реликты *Asplenium trichomanes* L. и *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv. Для первого вида было известно 1 местонахождение со скал. по р. Киримзюль (Назимова, Степанов, 1988). В данном случае *Asplenium trichomanes* в кедрово-пихтовой тайге имеет значительно более высокий уровень жизненности. Отдельные участки площадью до 1 м^2 имеют сплошной покров из этого папоротника. Размеры вай — максимальные для вида. Совместно с ним произрастают *Asplenium ruta-muraria* L., *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br., *Gymnocarpium continentale* (Petrov) Pojark., *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *C. sudetica* A. Br. et Milde, *Sedum hybridum* L., *Scrophularia altaica* Murr., *Chelidonium majus* L., *Oxalis acetosella* L., *Grossularia acicularis* (Smith.) Spach, *Caragana arborescens* Lam. К сожалению, данные о распространении подвидов *Asplenium trichomanes* в Сибири отсутствуют. Местонахождение в Западной Сибири, судя по произрастанию на кислых породах, приведенному описанию и рисунку (Положий, Крапивкина, 1985), относится к типовому подвиду. Наши образцы по всем признакам являются типичным *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* D. E. Mey. с переходными формами к *A. trichomanes* subsp. *inexpectans* Lovis. Местонахождения этих подвидов в Красноярском крае являются единственными в Сибири и самыми восточными в СССР. Необходима обязательная охрана этой популяции. В окружающей кедрово-пихтовой тайге изредка встречаются хорошо разросшиеся экземпляры *Brachypodium sylvaticum*. Совместно произрастает ряд видов, относящихся к комплексу неморальных реликтов. Это *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee, *Festuca altissima* All., *Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed., *Galium odoratum* (L.) Scop.

11. *Polypodium vulgare* L. Вид, распространенный в европейской части СССР.

По последним данным (Флора Сибири, 1988), восточнее Енисея, за исключением единичной популяции в Бурятской АССР на о-ве Большой Ушканий, не приводится. Для края указывается одно сомнительное местонахождение в верховьях р. Большой Абакан. Собран в Ермаковском р-не в 2 местах: выходы горных пород по рекам Киримзюль и Вторая Белая, притокам Большого Кебежа. Местонахождения находятся в 125 км восточнее Енисея.

12. *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray. Для края приводилось 1 местонахождение из окр. пос. Танзыбей (Назимова, Степанов, 1988). Собран между деревнями Осиновкой и Григорьевкой в Ермаковском р-не на низинном осоково-камышовом болоте на кочках.

Новые для Красноярского края виды

1. *Calendula officinalis* L. Отмечен как заносный вид в Ермаковском р-не. Встречается часто в обжитых местах, на свалках.

2. *Cosmos bipinnatus* Cav. Также является заносным видом. Часто возделывается как декоративное, легко дичает. Собран на заиленной косе по р. Танзыбей в Ермаковском р-не.

3. *Impatiens glandulifera* Royle. Как и предыдущие виды — заносный. Часто произрастает на возделываемых землях при достаточном увлажнении, легко дичает. Встречается по берегам рек Танзыбей и Оя в Ермаковском р-не. В. В. Штаркер (1988 : 52) в конспекте флоры южного и юго-западного макросклонов главного междуречья заповедника «Столбы» приводит «*Impatiens* spec.» с замечанием: «. . .садовая форма с розовыми, крупными цветами». Вероятно, эта «форма» не что иное, как *I. glandulifera.*

4. *Panicum miliaceum* L. Приводится В. В. Ревердатто (1964) для Красноярского края как культурное. Наши образцы относятся к *P. miliaceum* subsp. *ruderale* (Kitag.) Tzvel. Собраны в окр. пос. Танзыбей на территории лесопитомника Ермаковского лесхоза.

5. *Raphanus raphanistrum* L. Сегетальный вид. Собран в окр. д. Осиновка Ермаковского р-на в посевах овса.

6. *Papaver somniferum* L. Встречается довольно часто на свалках и как сорняк на приусадебных участках в Ермаковском р-не.

7. *Lupinus polyphyllus* Lindl. Возделывается как декоративное, легко превращается в сорняк и дичает. Отмечен в Ермаковском р-не во всех обжитых пунктах.

8. *Solidago juncea* Ait. Адвентивный североамериканский вид. Быстро размножается вегетативно, легко дичает. Собран в Ермаковском р-не, на берегу р. Танзыбей в ивняковых зарослях (*Salix viminalis* L.).

9. *Senecio viscosus* L. Адвентивный вид. Плодовитый однолетник. В обилии произрастает на галечнике по берегу Енисея в окр. г. Красноярска.

10. *Juncus tenuis* Willd. Во «Флоре Сибири» (1987) приводится для Иркутской обл. и Бурятской АССР как заносный, редкий вид. В 1988 г. был собран на берегу р. Чебижек, притока Большого Кебежа, близ лесовозной дороги, в 35 км южнее пос. Танзыбей.

11. *Corispermum altaicum* Iljin. Описан с Алтая (Ильин, 1936). Позднее приводится во «Флоре Центральной Сибири» (1979) для Чарской котловины и Бурятской АССР. Собран в 1988 г. в Ермаковском р-не в окр. д. Черная Речка на обочине дороги.

12. *Bidens maximowicziana* Oetting. Во «Флоре Центральной Сибири» (1979 : 833) приводится 1 местонахождение для Южной Даурии из окр. с. Абагатуй «по берегам соленых озер». Собран в Ермаковском р-не, окр. пос. Танзыбей, на заболоченной просеке по левому берегу р. Большой Кебеж. Наши образцы являются переходными к *B. radiata* Thuill., но отличаются от этого вида бугор-

чато-волнистыми по краю семянками и очень длинными наружными листочками обертки, превышающими корзинку в 4—10 раз.

13. *Bidens minor* (Wimm. et Grab.) Worosch. В. Н. Ворошиловым (1949) приводится для Европы, Кавказа, Средней Азии и Сибири без указания конкретных местонахождений. В последней флористической литературе по Красноярскому краю (Черепнин, 1967; Определитель. . , 1979; Копанева, 1980б) отсутствует. Встречается в обилии по берегам рек Тайгиш, Танзыбей, Большой Кебеж и их притоков в Каратузском и Ермаковском районах.

14. *Arcticum×leiobardanum* Juz. et C. Serg. Гибридный вид. Происходит от *Arctium tomentosum* и *A. leiospermum*. По внешнему облику напоминает *A. leiospermum*, от которого отличается расширенными и окрашенными внешними листочками обертки и небольшой паутинистостью последних. Встречается изредка в Средней Азии (Юзепчук, Сергиевская, 1962). Собран в Ермаковском р-не в 2 км севернее д. Черная Речка на обочине дороги, в месте совместного произрастания *A. tomentosum* и *A. leiospermum*.

15. *Ceratophyllum oryzetorum* Kom. Распространен на Дальнем Востоке СССР и в Китае (Кузенева, 1937). Известен из окр. г. Семипалатинска (Казахстан), в водоемах левобережья Иртыша (Троицкая, 1957). Данных о нахождении этого вида в Сибири не приводилось. Был собран в окр. г. Красноярска в р. Енисей у берега, на глубине 0.7 м, в 1988 г. Наши образцы являются переходными к *Ceratophyllum affine* Z. Troizk., описанному З. Ф. Троицкой (1957) из водоемов левобережья Иртыша в окр. Семипалатинска. Однако *C. affine* невозможно достаточно уверенно отличить от *C. oryzetorum*. В некоторых случаях он может отличаться от последнего более длинными колючками на плодах и светлыми листьями. По нашим наблюдениям, длина колючек на плодах может значительно варьировать даже у одного растения, вероятно, это зависит от внешних условий, равно как и цвет листьев зависит от освещенности и температуры. Поэтому перечисленных признаков, на наш взгляд, недостаточно для выделения *C. affine* как самостоятельного вида. Совпадение ареалов популяций *C. oryzetorum* и *C. affine* и отсутствие видимых различий в экологии также говорят об отсутствии разграниченности между ними.

В. Л. Кошкаровой (1986) для окр. г. Енисейска из торфяного разреза на глубине 158—185 см приводятся карпологические образцы *Ceratophyllum* sp. Плод, приведенный на фотоснимке (Кошкарова, 1986 : 117) имеет 5 колючек и принадлежит, по-видимому, *Ceratophyllum oryzetorum*. Местонахождение этого вида в окр. г. Красноярска, возможно, имеет реликтовый характер. Это подтверждает предположение Троицкой о том, что *C. oryzetorum* в прииртышских водоемах — остаток третичной флоры с восточно-азиатскими связями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Описание особой формы череды — *Bidens tripartita* var. *minor* Wimm. et Grab. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54, № 2. С. 56—60. — *Вылцан Н. Ф.* Род *Hieracium* L. // Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1980а. Вып. 10. С. 113—117. — *Вылцан Н. Ф.* Род *Arctium* L. // Там же, 1980б. С. 80. — *Ильин М. М.* Семейство *Chenopodiaceae* Less. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 2—354. — *Копанева Г. А.* Род *Centaurea* L. // Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1980а. Вып. 10. С. 93—94. — *Копанева Г. А.* Род *Bidens* L. // Там же. 1980б. С. 27. — *Кошкарова В. Л.* Семенные флоры торфяников Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 120 с. — *Красная* книга РСФСР (Растения). М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с. — *Кузенева О. И.* Род *Ceratophyllum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 15—20. — *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 264 с. — *Назимова Д. И., Степанов Н. В.* Новые и редкие виды во флоре Красноярского края // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1761—1763. — *Определитель* растений юга Красноярского края. Новосибирск: Наука, 1979. 670 с. — *Положий А. В.* Род *Cirsium* Mill. // Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1980. Вып. 10. С. 88—90. — *Положий А. В., Крапивкина Э. Д.* Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1985. 155 с. — *Ревердатто В. В.* Злаковые — *Gramineae* // Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1964. Вып. 2. С. 3—146. — *Троицкая З. Ф.* К экологии и биологии гидромакрофитов прииртышских водоемов в районе г. Семипалатинска // Учен. зап. Семипалат. пед. ин-та, 1957. Вып. 2. С. 309—365. — *Флора* Сибири. *Araceae — Orchidaceae*. Новосибирск: Наука, 1987. 246 с. — *Флора* Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с. — *Флора* Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1—2. 1048 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Красноярск: Кн. изд-во, 1959. Вып. 2. 240 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Красноярск: Кн. изд-во, 1967. Вып. 6. 238 с. — *Штаркер В. В.* Флора южного и юго-западного макросклонов главного междуречья заповедника «Столбы» // Вопросы экологии: Тр. гос. заповедника «Столбы». Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1988. Вып. 15. С. 3—87. — *Юзепчук С. В., Сергиевская Е. В.* Род *Arctium* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 93—107.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 10 IV 1989.

УДК 581.9 (571.63)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 5

Л. А. Федина

НОВЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ УССУРИЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

L. A. FEDINA. THE NEW SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM THE USSURI RESERVATION

Сообщается о 22 новых для флоры Уссурийского заповедника видах сосудистых растений.

Уссурийский заповедник им. В. Л. Комарова, основанный в 1932 г., может быть отнесен к числу немногих участков юга советского Дальнего Востока, флора которых изучена достаточно хорошо. После первых исследований В. Л. Комарова (1923), в результате которых на территории нынешнего заповедника было выявлено около 300 видов сосудистых растений, в 30-е, а затем в 70-е годы (после расширения заповедника более чем в 2 раза) здесь проводились повторные ревизии (Воробьев и др., 1936; Безделева, Харкевич, 1978), увеличившие первоначальный список высших растений до 825 видов. Флористические исследования были продолжены и в последующем (Белая, Морозов, 1985; Федина, 1985). Они представляют интерес в том отношении, что направлены на выявление преимущественно редких, адвентивных и недостаточно изученных представителей местной флоры.

Материал собран в полевые сезоны 1984—1988 гг. Определение гербарных образцов проверено сотрудниками лаборатории высших растений Биолого-почвенного института ДВО АН СССР (БПИ) Т. А. Безделевой, Н. С. Пробатовой и А. Е. Кожевниковым. Названия растений приводятся по сводке С. К. Черепанова (1981). Находки, для которых не указан коллектор, принадлежат автору статьи.

Наиболее интересной находкой в наших сборах является *Oplopanax elatus* (Nakai) Nakai — реликтовое растение, занесенное в «Красную книгу СССР», нахождение которого в Уссурийском заповеднике ранее только предполагалось. В работе С. С. Харкевича и В. Е. Аветисян (1970) этот вид указывается для Комаровского лесничества (Уссурийский р-н), но позже из-за отсутствия гербарных образцов вид в список сосудистых растений заповедника включен не был (Безделева, Харкевич, 1978). Тем не менее в последующих публикациях (Белоусова и др., 1979; Красная книга СССР, 1984) заманиха для заповедника указывалась, хотя Г. А. Белая и В. Л. Морозов (1985) считали и эти сведения ошибочными.

В июле 1985 г. автором и М. Р. Базаровым заманиха была обнаружена в количестве более 20 экземпляров в верховьях р. Суворовки. Одно растение плодоносило. Заросли заманихи простирались узкой полоской с севера на юг на хорошо дренированном склоне северной экспозиции в елово-пихтовом лесу. Крутизна склона составляет от 15 до 30°. Почва суглинистая. Древесный ярус сформирован *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*, *Tilia amurensis*, *Acer mono* с примесью *Pinus koraiensis*. Виды, формирующие первый ярус, представлены и в подросте. В целом подрост редкий. Подлесок средней густоты, равномерный. В его составе встречаются *Eleutherococcus senticosus*, *Euonymus pauciflora*, *Philadelphus tenuifolius*, *Actinidia arguta*. Травяно-кустарниковый ярус образован *Dryopteris amurensis*, *D. buschiana*, *Athyrium rubripes*, *Deparia pycnosora*, *Carex xyphium*, *Oxalis acetosella*, *Cacalia auriculata*, *Phryma leptostachya*. Общее проективное покрытие до 70—80 %.

Allium splendens Willd. ex Schult. et Schult. fil. Комаровское лесничество, на склонах сопок среди кедрово-дубового леса, в фазе цветения, 26 VII 1986, В. Н. Коротков.

Ambrosia artemisiifolia L. Комаровское лесничество, окрестности бывшей базы, обочина дороги, единичные экземпляры, цв. пл., 5 IX 1988.

Calamagrostis barbata V. Vassil. Суворовское лесничество, верховье ключа Чертова, под пологом хвойно-широколиственного леса, обычен, 10 VII 1985.

Cannabis sativa L. Суворовское лесничество, возле кордона Апикина падь, несколько экземпляров, цв., 12 VIII 1987, Л. А. Федина, С. И. Райков.

Festuca ovina L. Комаровское лесничество, подножия скал, обычен, цв., 26 VII 1984.

Juncus haenkei E. Mey. Комаровское лесничество, сырой кювет лесной дороги, обычен, цв., 12 VIII 1984.

J. papillosus Franch. et Savat. Комаровское лесничество, Хрипуновский перевал, сырой кювет лесной дороги, обычен, цв., 12 VIII 1984. Собран совместно с предыдущим видом.

Melampyrum roseum Maxim. Комаровское лесничество, восточный склон Васькиного плато, кедровник, обычен, цв., 27 VII 1984.

Platycodon grandiflorus (Jacq.) A. DC. Комаровское лесничество, долина р. Барсуковки, редок, цв., 13 VIII 1985, Л. Г. Хоменко.

Rosa ussuriensis Juz. Комаровское лесничество, Турова падь, осыпь, редок, цв., 25 V 1985.

Rubus sachalinensis Levl. Комаровское лесничество, долина р. Малой Барсуковки, редок, вег., 5 X 1985.

Setaria faberi Herrm. Комаровское лесничество, долина р. Каменки, бывшее русло, обычен, пл., 27 VII 1984.

Swida alba (L.) Opiz. Суворовское лесничество, бассейн р. Корявая падь, галечник одного из притоков, обособленное местопроизрастание площадью 0.03 га, цв., пл., 31 VII 1985, Л. А. Федина, С. П. Косач.

В список флоры заповедника, по нашему мнению, следует внести многолетние растения, которые были посажены ранее на заповедной территории человеком. К ним относятся: *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., *Prunus ussuriensis* Koval. et Kostina, *Ribes nigrum* L., *Pinus sylvestris* L., *Ulmus pumila* L., *Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb., *Lilium lancifolium* Thunb.

Таким образом, в настоящее время для флоры Уссурийского заповедника уже известно 868 видов сосудистых растений.

Интересной находкой является также собранная на сопредельной с заповедником территории *Aralia continentalis* Kitag. — Уссурийский р-н, подножие сопки в среднем течении р. Молоканки, редок, пл., 5 X 1985, Л. А. Федина, Л. Г. Хоменко. Этот вид внесен в сводку редких растений советского Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981) и приводился ранее только для Хасанского р-на.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А., Харкевич С. С. Сосудистые растения // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. С. 149—211. — *Белая Г. А., Морозов В. Л.* Редкие виды сосудистых растений Уссурийского заповедника им. В. Л. Комарова // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 23—29. — *Белоусова Л. С., Денисова Л. В., Никитина С. В.* Редкие растения СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 215 с. — *Воробьев Д. П., Куренцова Г. Э., Лучник З. И.* и др. Материалы к флоре заповедника Горнотаежной станции ДВФ АН СССР // Тр. Горнотаежной станции ДВФ АН СССР. Владивосток, 1936. Т. 1. С. 63—92. — *Комаров В. Л.* Растения Южно-Уссурийского края. Пг., 1923. 128 с. — *Красная* книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 480 с. — *Федина Л. А.* Дополнение к флоре сосудистых растений Уссурийского заповедника им. В. Л. Комарова // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 11. С. 1571—1572. — *Харкевич С. С., Аветисян В. Е.* Ботаническая экскурсия по Южному Сахалину, Южно-Курильским островам и Приморскому краю // Биол. журн. Армении. 1970. Т. 23. С. 66—68. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 231 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Уссурийский государственный заповедник,
Каменушка Уссурийского района
Приморского края.

Получено 22 V 1989.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 582.26 : 581.5 : 001

© 1990

И. П. Сиренко, Л. Н. Бухтиярова

ПРИМЕНЕНИЕ ИНФОРМАЦИОННОЙ СИСТЕМЫ ДЛЯ ФЛОРИСТИКО-СИСТЕМАТИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

I. P. SIRENKO, L. N. BUKHTIYAROVA. APPLICATION OF THE INFORMATION SYSTEM FOR FLORISTIC-SYSTEMATIC AND ECOLOGICAL-BIOLOGICAL INVESTIGATIONS OF DIATOM ALGAE

На основе рабочей картотеки видов диатомовых водорослей, обнаруженных на территории Украинской ССР, разработана база данных (БД) для флористико-систематических и эколого-биологических исследований диатомовых водорослей. Создана БД реляционного типа с использованием системы РТК-микро, которая поддерживается на ЭВМ типа СМ и IBM PC. БД позволяет накапливать и обрабатывать как результаты собственных исследований, так и литературные данные.

Необходимость интенсификации научных исследований предполагает все более широкое использование возможностей вычислительной техники в процессах получения, переработки и хранения информации (Пименов, 1987). Флористико-систематические и эколого-биологические исследования связаны с обработкой больших объемов информации (Бухтиярова, Сиренко, 1986). Флористу-систематику, изучающему диатомовые водоросли, обычно необходимы в работе следующие данные: видовые и внутривидовые названия с указанием их первоисточников, иконография, известные синонимы и отличительные признаки таксонов, экологическая характеристика таксонов, которая определяет отношение к солености воды, pH, содержанию ионов Ca^{2+}, HCO^-, сапробности, а также данные по конкретным местообитаниям.

В описание местообитания входят название водоема, его физико-химические характеристики и местонахождение, географические координаты места отбора проб, что позволяет автоматически строить карты ареалов таксонов. Эти данные в совокупности с номером пробы, фамилией коллектора, датой сбора будут служить для тиражирования этикеток.

Вся вышеуказанная информация сопровождается ссылкой на литературный источник или номер альгологической пробы.

Таким образом, предметная область флористико-систематических и эколого-биологических исследований диатомовых водорослей включает в себя достаточно разнообразную по структуре и происхождению информацию. Схема концептуальной модели предметной области, т. е. выделенные нами объекты[1] и их взаимосвязи, представлена на рис. 1. Основным обобщающим объектом

---

[1] Термин «объект» в настоящей статье имеет смысл, принятый в литературе, касающейся баз данных (Атре, 1983). Объектами в информатике принято считать все характеристики, необходимые для работы в какой-либо предметной области, в данном случае флористике и систематике диатомовых водорослей.

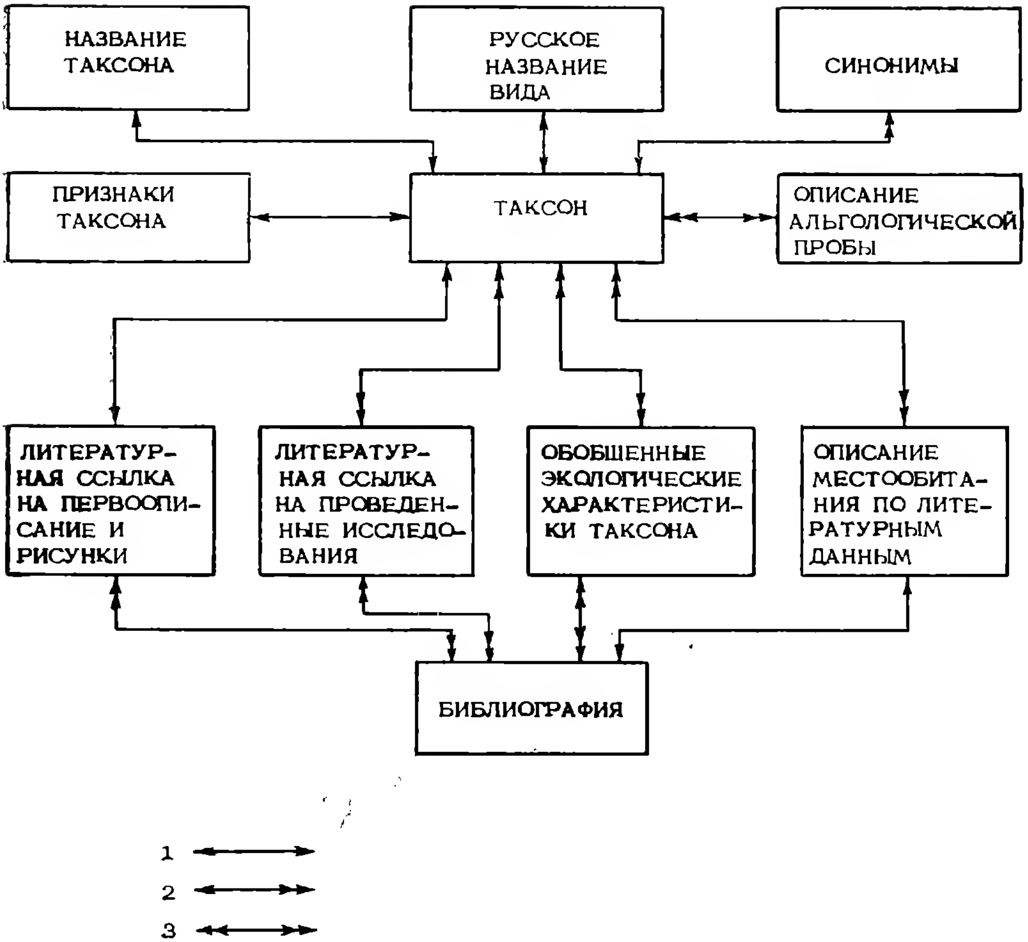

НАЗВАНИЕ ТАКСОНА
РУССКОЕ НАЗВАНИЕ ВИДА
СИНОНИМЫ
ПРИЗНАКИ ТАКСОНА
ТАКСОН
ОПИСАНИЕ АЛЬГОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОБЫ
ЛИТЕРАТУРНАЯ ССЫЛКА НА ПЕРВООПИСАНИЕ И РИСУНКИ
ЛИТЕРАТУРНАЯ ССЫЛКА НА ПРОВЕДЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ОБОБЩЕННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТАКСОНА
ОПИСАНИЕ МЕСТООБИТАНИЯ ПО ЛИТЕРАТУРНЫМ ДАННЫМ
БИБЛИОГРАФИЯ
1
2
3

Рис. 1. Схема концептуальной модели базы данных.

1 — связь один к одному, *2* — связь один к многим, *3* — связь многие к многим.

является объект ТАКСОН, остальные объекты, характеризующие его, — подчиненные.

На основе концептуальной модели была спроектирована логическая модель базы данных (БД) реляционной структуры (Атре, 1983). Она обладает значительно большей гибкостью, чем любые другие структуры, позволяет при поиске информации все элементы использовать в качестве ключевых, причем следует отметить, что в данной предметной области нет жестких ограничений на время получения ответа на запрос.

При выборе системы управления базами данных (СУБД) основное внимание уделялось наглядности загрузки данных в базу, а также наличию диалогового интерфейса для работы с базой. Это обусловило использование СУБД реляционного типа из технологического комплекса РТК-микро (Ковалев, 1984; Гурвиц, Ковалев, 1986), которая поддерживается на ЭВМ типа СМ или IBM PC.

Каждому объекту концептуальной модели в базе данных соответствует отношение (или таблица), которое состоит из нескольких атрибутов (столбцов). Ниже в скобках для каждого атрибута указан его тип в обозначениях используемой СУБД (1 — целый, 2 — действительный, 3 — строка произвольной длины, 4. n — строка фиксированной длины, где n — длина строки).

Исключение составляет объект ТАКСОН, которому соответствует весь комплекс взаимосвязей между отношениями, содержащими характеристики объекта ТАКСОН. Таким образом, БД представляется двенадцатью отношениями.

Отношение НАЗВАНИЯ ТАКСОНОВ содержит атрибуты: *номер таксона* (1), *род* (3), *видовое название* (3), *разновидность* (3), *форма* (3), *код первоисточника* (1), *рисунки* (3), где *номер таксона* — номер, присваемый таксонам для связи с другими отношениями (нумеровать таксоны можно в любом порядке, например в порядке занесения их в БД); *код первоисточника* — код источника, в котором впервые был описан таксон, *рисунки* — справочный атрибут, содержащий в виде текста номер рисунков, на которых изображен таксон.

Отношение РУССКОЕ НАЗВАНИЕ ВИДА: *номер таксона* (1), *русское название вида* (3).

Отношение СИНОНИМЫ: *код источника* (1), *номер таксона* (1), *род* (*синоним*) (3), *видовое название* (*синоним*) (3), *разновидность* (*синоним*) (3), *форма* (*синоним*) (3).

Отношение ПРИЗНАКИ ТАКСОНОВ: *код источника* (1), *номер пробы* (1), *коллектор* (3), *номер таксона* (1), *максимальная длина клетки* (1), *минимальная длина клетки* (1), *максимальная ширина клетки* (1), *минимальная ширина клетки* (1), *число штрихов в 10 мкм* (1), *отличительные признаки* (3). Это отношение включает в себя сведения о размерах клеток, полученные при флористических исследованиях, а также в виде краткого словесного описания наиболее существенные диагностические признаки таксонов.

Особую трудность при разработке структуры БД создает использование литературных данных, которые обычно не унифицированы. Для накопления информации из литературных источников, необходимой при экологических и флористических исследованиях диатомовых водорослей, используются следующие отношения.

Отношение ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ: *код источника* (1), *номер таксона* (1), *экологическая характеристика* (4.2), *значение экологической характеристики* (4.3). Для удобства в работе с БД указывается экологическая характеристика таксона, например сапробность — С, а затем ее значение, например ксеносапроб — К, содержащееся в указанном литературном источнике. Список мнемокодов для экологических характеристик — солености (Диатомовый анализ, 1949), pH, содержание ионов Ca^{2+}, HCO^{-} (Порк. 1970), сапробности (Унифицированные методы. . ., 1977) — и их значений приведен в таблице. Отношение ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ: *код источника* (1), *номер описания* (1), *номер таксона* (1), *численность* (2), *относительная численность* (4.2). Использованы градации относительной численности по Н. Н. Давыдовой (1985) со следующими мнемокодами: единичные — Е, обычные — О, субдоминанты — СД, доминанты — Д. Для значений численности таксона, указанных в количестве клеток на единицу объема, служит атрибут *численность* (тыс. кл./л). В альгологической литературе встречаются оба способа выражения численности таксона, поэтому возникла необходимость в 2 атрибутах. Атрибут *номер описания* обусловлен тем, что в одном и том же литературном источнике может быть несколько описаний местообитаний вида.

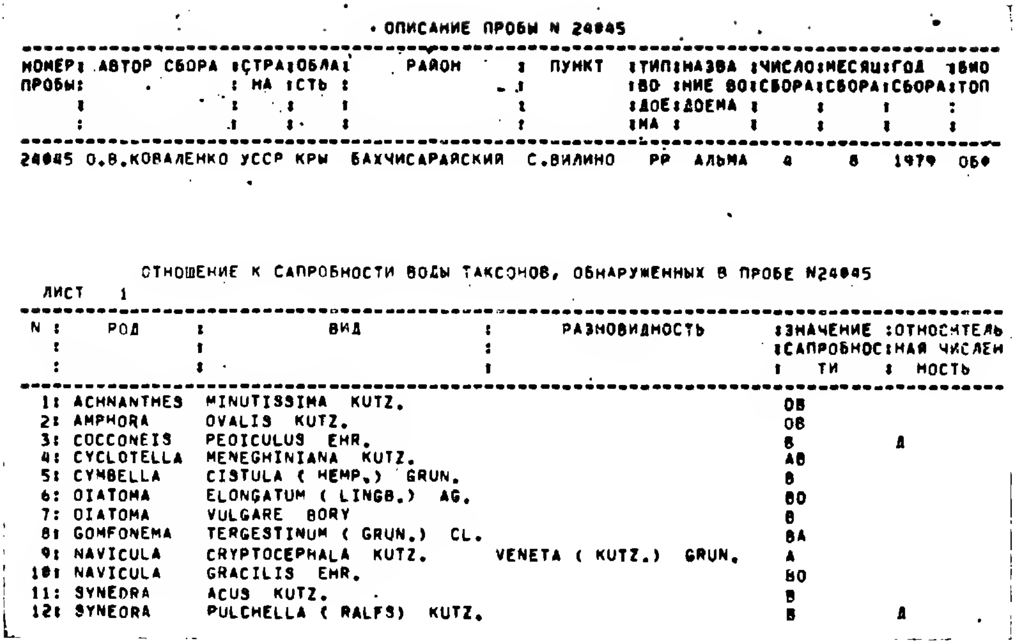
Отношение ОПИСАНИЕ: *код источника* (1), *номер описания* (1), *страна* (3), *область* (3), *район* (3), *пункт* (3), *тип водоема* (4.2), *конкретизация типа водоема* (3), *название водоема* (3), *широта географическая* (2), *долгота географическая* (2), *число сбора* (1), *месяц сбора* (1), *год сбора* (1), *сезон* [2] (4.2), *биотоп* (4.2), *глубина отбора проб* (2), *прозрачность воды* (2), *скорость течения* (2), *температура* (2), *pH* (2), *примечания* (3). В данном отношении приведены наиболее часто встречающиеся в флористической литературе параметры описания местообитания видов. При наличии в литературном источнике более детальных сведений о химическом составе воды описываемых местообитаний следует воспользоваться отношением ДОПОЛНЕНИЕ К ОПИСАНИЮ. Атрибут *примечания* используется по усмотрению исследователя, например здесь могут быть помещены сведения о таксонах других систематических групп водорослей, входящих в доминирующий комплекс видов. Разработаны мнемокоды названий типов местообитаний (реки без указания части русла — РР, реки в верхнем течении — РВ, озера — ОЗ, болота — БО, почвы — ПЧ, снег — СН и т. д.), сезонов года (зимний — З, зимне-весенний — ЗВ и т. д.), биотопов (планктон — П, бентос — Б, обрастания без указания субстрата — О, обрастания отмершего органического субстрата — ОО, обрастания живого зоосубстрата — ОЗ, обрастания живого фитосубстрата — ОФ, обрастания субстрата неорганической природы — ОН). Атрибут *конкретизация типа водоема* позволяет учесть наиболее существенные характеристики исследованного водоема, например «озеро карстовое». Введение данного атрибута обусловлено отсутствием хорошо разработанных общепринятых классификаций типов водоемов.

---

[2] В литературе нередко указывают сезон, а не точную дату проведенных исследований.

Экологические характеристики диатомовых водорослей, их значения и мнемокоды

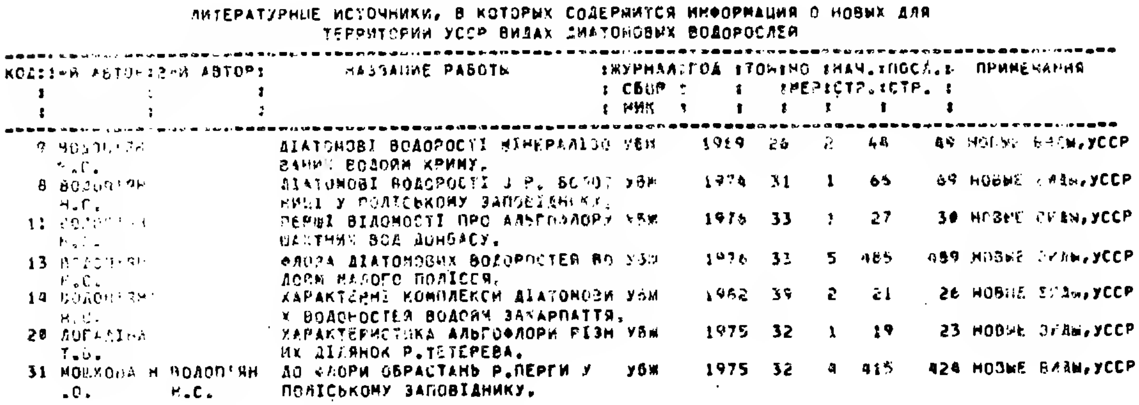
Экологическая характеристика	Мнемокод	Значения экологической характеристики	Мнемокод
Соленость воды	СО		
		Полигалобы	ПО
		Эвгалобы	ЭВ
		Мезо-эвгалобы	МЭ
		Мезо-галобы	МЕ
		Олиго-мезогалобы	ОМ
		Олигогалобы	ОЛ
		Галофилы	ФИ
		Галофобы	ФО
		Индифференты	ИН
pH среды	РН		
		Алкалибионты	АЛ
		Алкалифилы	АФ
		Индифференты	ИН
		Ацидофилы	ЦФ
		Ацидобионты	ЦБ
Содержание ионов HCO^-	НС		
		Кальцифобы	ФО
		Индифференты	ИН
		Кальцифилы	ФИ
		Кальцибионты	КБ
Содержание ионов Ca^{2+}	К		
		Кальцифобы	ФО
		Индифференты	ИН
		Кальцифилы	ФИ
		Кальцибионты	КБ
Сапробность	С		
		Полисапробы	П
		Поли-мезосапробы	ПМ
		Мезосапробы	М
		-α-мезосапробы	А
		-α-β-мезосапробы	АВ
		-β-α-мезосапробы	ВА
		-β-мезосапробы	В
		Олиго-β-мезосапробы	ОВ
		Олигосапробы	О
		Ксеносапробы	К



```
                      ОПИСАНИЕ ПРОБЫ N 24045
------------------------------------------------------------------------------------------
НОМЕР: АВТОР СБОРА :СТРА:ОБЛА:      РАЙОН      :  ПУНКТ   :ТИП:НАЗВА :ЧИСЛО:МЕСЯЦ:ГОД  :ВИД
ПРОБЫ:             : НА :СТЬ :                 :          :ВО :НИЕ ВО:СБОРА:СБОРА:СБОРА:ТОП
    :              :    :    :                 :          :ДОЕ:ДОЕМА :     :     :     :
    :              :    :    :                 :          :МА :      :     :     :     :
------------------------------------------------------------------------------------------
24045 О.В.КОВАЛЕНКО УССР КРЫ  БАХЧИСАРАЙСКИЙ  С.ВИЛИНО   РР  АЛЬМА    4     8    1979  050
```

```
     ОТНОШЕНИЕ К САПРОБНОСТИ ВОДЫ ТАКСОНОВ, ОБНАРУЖЕННЫХ В ПРОБЕ N24045
  ЛИСТ   1
-----------------------------------------------------------------------------------------------
 N :    РОД       :           ВИД            :       РАЗНОВИДНОСТЬ       :ЗНАЧЕНИЕ :ОТНОСИТЕЛЬ
   :              :                          :                           :САПРОБНОС:НАЯ ЧИСЛЕН
   :              :                          :                           :  ТИ     : НОСТЬ
-----------------------------------------------------------------------------------------------
 1: ACHNANTHES    MINUTISSIMA  KUTZ.                                      OB
 2: AMPHORA       OVALIS  KUTZ.                                           OB
 3: COCCONEIS     PEDICULUS  EHR.                                         B         Д
 4: CYCLOTELLA    MENEGHINIANA  KUTZ.                                     AB
 5: CYMBELLA      CISTULA ( HEMP.)  GRUN.                                 B
 6: DIATOMA       ELONGATUM ( LINGB.)  AG.                                BO
 7: DIATOMA       VULGARE  BORY                                           B
 8: GOMFONEMA     TERGESTINUM ( GRUN.)  CL.                               BA
 9: NAVICULA      CRYPTOCEPHALA  KUTZ.       VENETA ( KUTZ.)  GRUN.       A
10: NAVICULA      GRACILIS  EHR.                                          BO
11: SYNEDRA       ACUS  KUTZ.                                             B
12: SYNEDRA       PULCHELLA ( RALFS)  KUTZ.                               B         Д
```

Рис. 2. Пример выборки из отношений ОПИСАНИЕ ПРОБЫ и НАШИ ДАННЫЕ с последующим сочетанием ее с отношениями ТАКСОН и ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ.



```
      ЛИТЕРАТУРНЫЕ ИСТОЧНИКИ, В КОТОРЫХ СОДЕРЖИТСЯ ИНФОРМАЦИЯ О НОВЫХ ДЛЯ
                 ТЕРРИТОРИИ УССР ВИДАХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ
------------------------------------------------------------------------------------------------
КОД:1-Й АВТОР:2-Й АВТОР:          НАЗВАНИЕ РАБОТЫ        :ЖУРНАЛ:ГОД :ТОМ:НО :НАЧ.:ПОСЛ.:  ПРИМЕЧАНИЯ
  :          :          :                                : СБОР :    :   :МЕР:СТР.:СТР. :
  :          :          :                                : НИК  :    :   :   :    :     :
------------------------------------------------------------------------------------------------
 9 [illegible]           ДІАТОМОВІ ВОДОРОСТІ МІНЕРАЛІЗО   УБЖ   1969  26   2   48    49 НОВЫЕ ВИДЫ,УССР
   [illegible]           ВАНИХ ВОДОЙМ КРИМУ.
 8 ВОДОП'ЯН              ДІАТОМОВІ ВОДОРОСТІ Р. БОРОТ      УБЖ   1974  31   1   65    69 НОВЫЕ ВИДЫ,УССР
   Н.С.                  НИЦІ У ПОЛІСЬКОМУ ЗАПОВІДНИКУ.
11 [illegible]           ПЕРШІ ВІДОМОСТІ ПРО АЛЬГОФЛОРУ   УБЖ   1976  33   1   27    30 НОВЫЕ ВИДЫ,УССР
   [illegible]           ШАХТНИХ ВОД ДОНБАСУ.
13 [illegible]           ФЛОРА ДІАТОМОВИХ ВОДОРОСТЕЙ ВО   УБЖ   1976  33   5  485   489 НОВЫЕ ВИДЫ,УССР
   Н.С.                  ДОЙМ МАЛОГО ПОЛІССЯ.
14 [illegible]           ХАРАКТЕРНІ КОМПЛЕКСИ ДІАТОМОВИ   УБЖ   1962  39   2   21    26 НОВЫЕ ВИДЫ,УССР
   [illegible]           Х ВОДОРОСТЕЙ ВОДОЙМ ЗАКАРПАТТЯ.
20 [illegible]           ХАРАКТЕРИСТИКА АЛЬГОФЛОРИ РІЗН   УБЖ   1975  32   1   19    23 НОВЫЕ ВИДЫ,УССР
   Т.В.                  ИХ ДІЛЯНОК Р.ТЕТЕРЕВА.
31 МОШКОВА Н ВОДОП'ЯН    ДО ФЛОРИ ОБРАСТАНЬ Р.ПЕРГИ У     УБЖ   1975  32   4  415   424 НОВЫЕ ВИДЫ,УССР
   .О.       Н.С.        ПОЛІСЬКОМУ ЗАПОВІДНИКУ.
```

Рис. 3. Пример выборки из отношения ИСТОЧНИК.

Отношение ДОПОЛНЕНИЕ К ОПИСАНИЮ: *код источника* (1), *номер описания* (1), *соленость воды* (2), *концентрация ионов кальция* (2), *концентрация ионов магния* (2), *концентрация ионов железа* (2), *концентрация кремния* (2), *концентрация нитратного азота* (2), *концентрация аммонийного азота* (2), *концентрация фосфора* (2), *перманганатная окисляемость* (2), *биохимическое потребление кислорода* (2).

База данных включает также отношение ИСТОЧНИК, позволяющее оформить полную ссылку на использованный литературный источник, отношение

ССЫЛКА, в котором указывается тип проведенного с данным таксоном исследования, описанного в данном литературном источнике. Названия и мнемокоды типов исследований использованы по C. J. Soeder с соавторами (1973) с незначительными дополнениями. Отношение НАШИ ДАННЫЕ и ОПИСАНИЕ ПРОБЫ включает данные собственных исследований.

Кроме указанных выше разработаны также мнемокоды названий областей Украинской ССР.

Рис. 2, 3 дают представление о некоторых возможностях использования информации БД.

База данных создана на основе рабочей картотеки видов диатомовых водорослей, обнаруженных на территории УССР, и выполняет все ее функции, существенно снижая затраты времени как при сборе информации, так и при ее обработке. В настоящее время используется для исследования диатомовых водорослей Горного Крыма.

База данных диатомовых водорослей имеет большое региональное значение, так как позволяет исследовать на территории Украины одну из наиболее важных групп микроводорослей. Вместе с тем универсальность структуры БД дает возможность с ее помощью проводить исследования и других групп водорослей.

Созданная база данных послужит исходным материалом для выпусков «Флоры водорослей континентальных водоемов Украинской ССР», посвященных диатомовым водорослям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атре Ш. Структурный подход к организации баз данных. М.: Финансы и статистика, 1983. 317 с. — *Бухтиярова Л. Н., Сиренко И. П.* Информационная система для флористико-систематических и эколого-биологических исследований на примере диатомовых водорослей // Принципы и методы экоинформатики. Материалы Всесоюз. совещ. по экоинформатике и экол. базам данных, 10—13 нояб. 1986 г. М., 1986. С. 65—66. — *Гурвиц Ю. М., Ковалев А. Л.* Система управления реляционной базой данных на микро-ЭВМ и оценка ее объема // Электронная техника. Сер. Экономика и системы управления. 1986. № 3. С. 47—50. — *Давыдова Н. Н.* Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л.: Наука, 1985. 241 с. — *Диатомовый анализ.* Л.: Госгеолиздат, 1949. Кн. I. 237 с. — *Ковалев А. Л.* СУБД для персональной ЭВМ с «дружественным» интерфейсом // Индивидуальные диалоговые системы на базе микро-ЭВМ. Диалог-84-микро: Тез. докл. Всесоюз. конф. Ленинград, нояб. 1984. г. Л.: Наука, 1984, С. 88—91. — *Пименов М. Г.* Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Ботаника. 1987. Т. 8. 96 с. — *Порк М. И.* Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии / Tartu Ulikoolitoimetised. Учен. зап. Тартус. ун-та. 1970. Вып. 268. С. 338—362. — *Унифицированные* методы исследования качества вод. III. Методы биологического анализа вод. Прил. 2. Атлас сапробных организмов. М., 1977. 227 с. — *Soeder C. J., Schmidt K., Komarek J., Lhotsky O.* Applied Hydrobiology and Wastewater documentation code // Algological Studies. 1973. N 9. P. 450—481.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 27 VI 1988.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.76 : 581.526.33 (470.22)

© 1990

В. К. Антипин, П. Н. Токарев

БОЛОТА — ПАМЯТНИКИ ПРИРОДЫ КАРЕЛИИ

V. K. ANTIPIN, P. N. TOKAREV. BOGS — MONUMENTS OF NATURE OF KARELIA

Приводятся сведения о состоянии охраны болот в Карелии. Даются краткая геоботаническая и ресурсоведческая характеристики 18 болот — памятников природы.

Болото — это общее понятие специфических природных объектов с постоянным или длительным обильным режимом увлажнения, влаголюбивой растительностью и торфонакоплением. В натуре болото может быть представлено простым болотным массивом или (если несколько болотных массивов слились друг с другом) болотной системой. С позиций системного подхода болотный массив рассматривают как природную систему, структурными элементами которой являются болотные фации — однородные по растительному покрову участки (Лопатин, 1980).

Уровень системно-структурной организации болот можно проследить от системы «микроценоз» до системы «болотный район» (Мазинг, 1974, 1988). Каждой системе присущи свои формы взаимодействия между элементами, усвоения и передачи энергии, вещества и информации на другой системный уровень. Системы вступают во взаимодействие, что определяет болотообразовательный процесс и целостность болот. Именно в сохранении целостности болот заключается смысл их охраны.

В Карелии в условиях высоких темпов лесомелиоративных работ (в 70-е годы — до 50 тыс. га в год) сложилась особая форма охраны болот — исключение из планов осушения (Антипин, Токарев, 1988). Это позволило за последние 8 лет сохранить в естественном состоянии более 450 болот (общей площадью 137.5 тыс. га) природоохранного, ресурсного, рекреационного и научного значения. Юридический статус охраны получили лишь 4 болота. Кроме того, более 20 болотных объектов вошли в состав 3 ландшафтных заказников (см. таблицу и рисунок). Их площадь составляет 19 % общей площади болот, исключенных из планов осушения постановлениями Совета Министров Карельской АССР. Поэтому поиск болот, нуждающихся в учреждении юридического статуса и режима пользования, является одной из задач природоохранной работы в республике.

Системно-структурную организацию болот необходимо учитывать при проведении природоохранных мероприятий. Болото как неразрывная часть целого охраняется в рамках заказника, а как отдельный, в чем-то особенный природный объект — на правах памятника природы. Государственными памятниками природы объявляются уникальные или типичные, ценные в научном, культурно-познавательном отношении болота, болота с редкими, исчезающими и лекарственно-ягодными растениями. Совершенно естественно, что лучшая сохранность болот будет в границах заповедников или ландшафтных заказников, так как их режим и размеры позволяют охранять весь природный комплекс.

Болотные и ландшафтные заказники Карелии

Статус и название охраняемого природного объекта	Площадь, га		Значение
	общая	болота	
Ботанический заказник «Сегежский»	600	600	Сохраняет типичные и уникальные местообитания клюквы болотной (*Oxycoccus palustris* Pers.)
Болотный заказник «Койву-Ламбасуо»	1800	1800	Объект науки, на котором с 1970 г. проводятся детальные стационарные исследования болот и заболоченных лесов
Болотный заказник «Чувнойсуо»	1400	1400	Типичная для средней подзоны тайги болотная система
Болотный заказник «Нюхча»	3500	3500	Эталон болот олиготрофного южно-прибеломорского типа
Ландшафтный заказник «Муромский»	32 600	9300	Охрана одной из крупнейшей в Карелии болотной системы; охрана редких растений, занесенных в «Красную книгу Карелии»; охрана типичных и редких растительных сообществ болот и лесов
Ландшафтный заказник «Водлозерский»	80 000	6200	Охрана коренных типов среднетаежных сосновых и еловых лесов, охрана болот-ягодников и болот с лекарственным сырьем; охрана типичных и уникальных болот — объектов науки, обеспечение контроля за природной средой
Ландшафтный заказник «Шайдомский»	29 600	3700	Эталон природы Карелии: охрана болот-ягодников

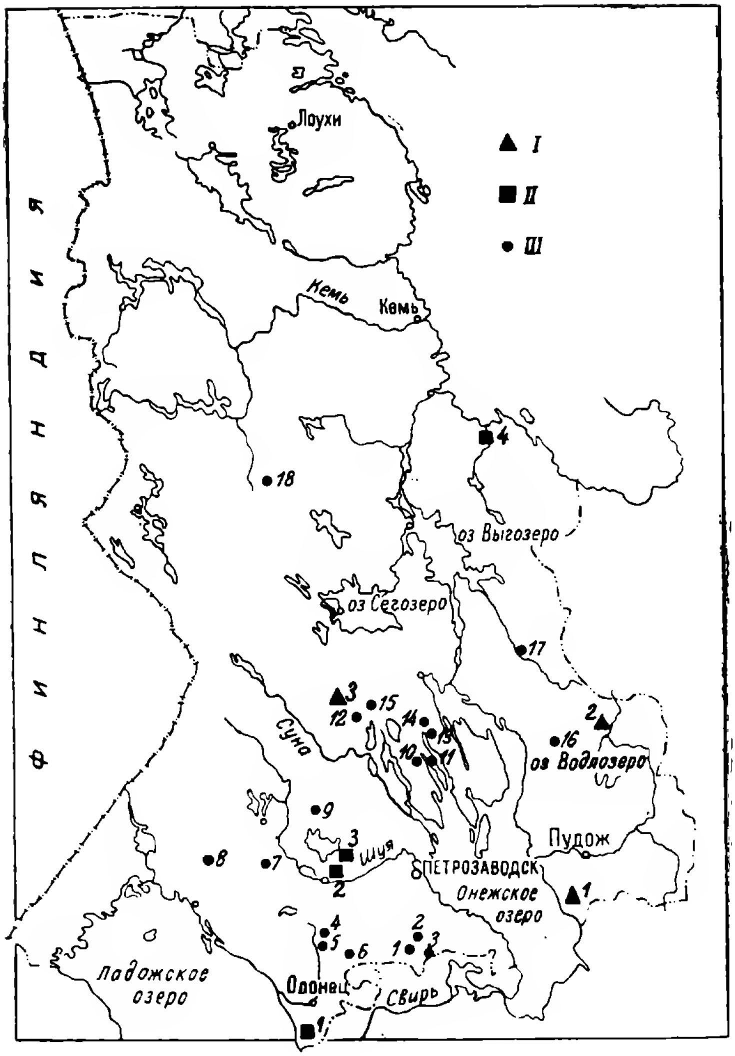
Примечание. Название растений приводятся по М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982).

Целостность болота — памятника природы — обеспечивается только за счет охраны всей его площади и площади примыкающих к нему суходолов. Поэтому вокруг болота — памятника природы — необходимо выделять охранную зону по всей его границе. Ширина зоны должна быть не менее 200 м. Согласно «Основным критериям отнесения природных объектов к государственным памятникам природы», утвержденным Госпланом РСФСР в 1983 г., охранная зона включается в площадь памятника природы.

В качестве первых шагов в упорядочении сети природных охраняемых территорий в Карелии предложено 18 болот отнести к государственным памятникам природы местного значения (см. рисунок). Почти все они расположены в южной Карелии, где сконцентрированы основные объемы осушения болот. Выбор памятников природы осуществлялся на основе критериев и методов выделения охраняемых болот (Боч, Мазинг, 1973; Боч, 1976; Таповицкий, 1983; Выявление . . ., 1985) с учетом разработанной стратегии охраны болот республики (Антипин, Токарев, 1985).

Болото Пайрецкое (площадь 396 га). Представляет собой типичную для южной Карелии болотную систему, образованную в результате слияния двух мезотрофных осоково-сфагновых болотных массивов. Эталон природы и ягодник клюквы. В урожайные годы на болоте возможен сбор 4 т ягод.

Болото Ладвинское (164 га). Это болотный массив, находящийся на олиготрофной стадии развития. Больше половины его площади занято сфагновыми грядово-мочажинными фациями. Торфяная залежь глубиной 6—7 м в основном сложена верховыми торфами. В придонных слоях обнаружен сапропель, что свидетельствует об озерном происхождении болотного массива.



Охраняемые болота Карелии.

I — ландшафтные заказники (основной их компонент — болота): *1* — Муромский, *2* — Водлозерский, *3* — Шайдомский; *II* — заказники: *1* — Сегежский, *2* — Койву-Ламбасуо, *3* — Чувнойсуо, *4* — Нюхча; *III* — болота — памятники природы: *1* — Пайрецкое, *2* — Ладвинское, *3* — Ойгорецкое, *4* — у оз. Нурдас, *5* — у оз. Волгиеламби, *6* — Важинское, *7* — Посадско-Наровожское, *8* — Суланеуо, *9* — у деревни Вендюры, *10* — Конье, *11* — Разломное, *12* — у деревни Эльмус, *13* — Пигма, *14* — Пала, *15* — Дикино, *16* — Тамбицкое, *17* — Комарницкое, *18* — Тикша.

Болото — топоэдафический вариант верховых болот Карелии. Кроме того, оно является ягодником морошки *Rubus chamaemorus* L., па котором можно собирать до 1 т ягод.

Болото Ойгорецкое (504 га). Охраняется как памятник природы южной Карелии. Представляет собой очень сложную болотную систему, в пределах которой представлены различные по типу питания, но динамически тесно связанные болотные массивы. Болото также является ягодником, одним из немногих сохранившихся в южной Карелии. Здесь возможен сбор 2 т ягод морошки и до 4 т клюквы.

Болото у оз. Нурдас (962 га). Представляет собой систему болотных массивов сточных котловин и проточных логов. Ягодник клюквы. Гидрологическая сеть болота, образованная множеством проточных травяно-сфагновых топей, создает для клюквы благоприятный водно-минеральный режим питания. Урожай ягод здесь может достигать 7 т.

Болото у оз. Волгиеламби (500 га). По фациальному составу оно относится к верховым кустарничково-сфагновым болотным массивам. Ягодник. В урожайные годы на болоте возможен сбор 8 т ягод клюквы и 5 т морошки.

Болото Важинское (8510 га). Это наиболее крупная в южной Карелии и слабо нарушенная болотная система верховых кустарничково-сфагновых болотных массивов. Эталон природы. Болото изобилует большим количеством минеральных островов, труднопроходимых топей и облесенных фаций, что способствует массовому гнездованию здесь различных видов перелетных птиц.

Болото Посадско-Наровожское (928 га). Представляет собой систему слившихся болотных массивов мезоолиготрофного травяно-сфагнового типа. Ягодник. Биологический запас ягод клюквы оценивается в 13 т, а возможный сбор — до 7 т.

Болото Суланcуо (312 га). Эталон болот Карелии. Типичный представитель широко распространенных только в Карелии среднекарельских аапа болот. Объект науки.

Болото у д. Вендюры (1340 га). Сложная болотная система, образованная в результате слияния болотных массивов двух типов: мезотрофного травяно-сфагнового и верхоного кустарничково-сфагнового. Она расположена в зоне развития водно-ледниковых форм рельефа и со всех сторон окружена небольшими озерами. В озерах обитает уникальное стадо местной популяции ряпушки, и в этом отношении болото выполняет водо- и рыбоохранные функции. Кроме того, болото является ценным ягодником. Общая ягодоносная площадь ягодников клюквы составляет 286 га, морошки — 200. В урожайные годы возможен сбор 19 т ягод клюквы и столько же морошки.

Болото Конье (116 га). Эталон болотных массивов мезотрофного травяно-сфагнового типа. В центральной части болота находится погребенный в торфяной залежи ручей. Это редкое и неизученное природное явление. Объект науки.

Болото Разломное (43 га). Очень небольшая по площади, но уникальная по генезису болотная система. Основную ее часть представляет болотный массив мезоевтрофного травяно-мохового типа, сформированный в глубоком и проточном логе тектонического происхождения. Северную часть системы характеризует мезотрофный древесно-травяно-сфагновый болотный массив, образованный на пологом склоне сельги. Флора болота насчитывает более 100 видов высших цветковых растений, в том числе занесенных в «Красную книгу Карелии» (1985): *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *D. traunsteineri* (Saut) Soó, *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Geranium palustre* L., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Corallorhiza trifida* Châtel.

Болото у оз. Эльмус (1856 га). Ценный ягодник. Биологический запас ягод клюквы достигает здесь 25 т. Возможен сбор 10—12 т ягод морошки.

Болото Пигма (645 га). Эталон природы Заонежья. Представляет собой болотную систему, образованную березово-сосновыми и осоково-разнотравными и мезоевтрофными травяно-моховыми болотными массивами. В центре болота имеется очень интересное природное образование — ключевой бугор, высотой около 1.5 м. Болото — ценный источник вахты трехлистной *Menyanthes trifoliata* L., биологические запасы которой достигают здесь 36.6 т (Максимова, 1982).

Болото Пала (205 га). Эталон мезоевтрофных травяно-моховых болотных массивов, редко встречающихся в Карелии. Имеет важное значение как место массового произрастания вахты трехлистной.

Болото Дикино (149 га). Эталон мезоевтрофных травяно-гипновых и травяно-сфагновых болотных массивов. Объект науки. Большой научный и практический интерес представляет динамика растительного покрова болота. Здесь четко прослеживается эколого-динамический ряд болотных фаций: от мезоевтрофных древесных травяно-гипновых до олиготрофных сфагновых.

Болото Тамбицкое (51 га). Уникальная болотная система. Ее болотные массивы образованы в различных формах рельефа: тектонических трещинах, солифлюкционных воронках и на месте обмелевших водоемов. Здесь представлены самые различные по типу питания и структуре растительного покрова болотные фации, а также различные стадии заболачивания минеральных островков, обусловленные, вероятно, геологическими причинами. Болото может быть использовано в качестве мониторинга болотообразовательного процесса.

Болото Комарницкое (429 га). Представляет собой топоэдафический вариант болотных массивов среднекарельского аапа типа. Болото расположено на восточной границе их ареала. Объект науки.

Болото Тикша (656 га). Эталон природы северной Карелии. Это сложная система, образованная в результате слияния болотных массивов верхового кустарничково-сфагнового и северокарельского аапа типов. Редкое для северной Карелии болото-ягодник. Здесь возможен сбор 3 т ягод клюквы.

В 1989 г. постановлением Совета Министров Карельской АССР эти болота объявлены государственными памятниками природы. В их пределах запрещено проведение мелиоративных работ, использование ядохимикатов и гербицидов, сбор растений, занесенных в «Красную книгу Карелии», строительство дорог и других сооружений в радиусе 1 км, а также запрещены все виды лесопользования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипин В. К., Токарев П. Н. Охрана болот Карелии // Вопросы экологии растений болот, болотных местообитаний и торфяных залежей. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1985. С. 165—183. — *Антипин В. К., Токарев П. Н.* Болота и их охрана // Природные ресурсы Карелии, их использование и охрана. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1988. С. 23—32. — *Боч М. С.* О некоторых итогах организации охраны болот // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 2. С. 292. — *Боч М. С., Мазинг В. В.* Список болот европейской части СССР, требующих охраны // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 8. С. 1184—1196. — *Выявление*, учет памятников природы и содействие организации их охраны. Метод. рек. М.: Изд-во Всесоюз. О-ва охраны природы, 1985. 55 с. — *Красная* книга Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1985. 184 с. — *Лопатин В. Д.* О некоторых общих вопросах болотоведения // Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1980. С. 5—17. — *Мазинг В. В.* Актуальные проблемы классификации и терминологии в болотоведении // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974. С. 6—12. — *Мазинг В. В.* Структурные уровни растительного покрова // Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. Учен. зап. Тарт. гос. ун-та. Вып. 812. Тр. по ботанике. Тарту, 1988. С. 122—141. — *Максимова Т. А.* Урожайность вахты трехлистной на болотах Карелии // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 119—134. — *Раменская М. Л., Андреева В. Н.* Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 435 с. — *Тановицкий И. Г.* Заповедники и заказники на торфяных месторождениях БССР. Минск: Наука и техника, 1983. 102 с.

Институт биологии Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 20 IX 1989.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.2 (47+57)

© 1990

ПАМЯТИ Г. Е. СПАНГЕНБЕРГА-СПАГОРОВА
(к 100-летию со дня рождения)

Z. M. EYDELMAN. IN THE MEMORY OF G. E. SPANGENBERG-SPAGOROV (TO THE CENTENARY FROM HIS BIRTH)

Крупный ученый в области защиты растений, один из основоположников советской фитопатологии Георгий Евгеньевич Спангенберг-Спагоров [1] родился 10 мая 1889 г. в Селешневке (Донбасс). Среднее образование получил в Луганске. В 1913 г. он окончил Харьковский университет по специальности фитопатология, специализировался в области микологии под руководством видных профессоров В. М. Арнольди и А. А. Потебни, опубликовал работу «Материалы к флоре паразитных грибов Харьковской губ.». После университета год работал на Полтавской опытной станции в отделе защиты растений. В 1914 г. был призван в армию, служил в пехоте и на полевой радиостанции.

Еще в старших классах гимназии Г. Е. вступил в подпольную революционную организацию. На фронте он вел революционную пропаганду среди солдат, а с 1918 г. находился на подпольной работе в Баку, где выполнил ряд ответственных заданий бакинских коммунистов. Был арестован и посажен в тюрьму (в одну камеру с А. И. Микояном). Незадолго до передачи Г. Е. в руки деникинской контрразведки бакинским подпольщикам удалось устроить его побег. От награды, к которой он был представлен после освобождения Баку (именные золотые часы), Г. Е. отказался.

Только в 1921 г. Г. Е. смог вернуться к научной работе в отделе фитопатологии Харьковской опытной станции.

Для решения проблемы эффективной защиты сельскохозяйственных растений (хлебных злаков и картофеля) от болезней Г. Е. избрал нетрадиционный путь — исследование всего комплекса условий, определяющих их заражение и развитие наиболее распространенных болезней. Это потребовало разработки методики фитопатологического опытного дела, которой в те годы не существовало. Большая методическая работа, в которую Г. Е. вложил много труда, знаний и таланта, и результаты уже первых исследований, направленных на изучение условий заражения пшеницы пыльной головней, ясно показали, что Г. Е. в короткий срок оформился в самостоятельного исследователя широкого диапазона. Он сразу занял ведущее положение в этой области и стал одним из основоположников советской фитопатологии.

Исследования, проведенные по разработанной им методике, позволили Г. Е. впервые сформулировать выводы о необходимости при разработке целостной системы защитных мероприятий строго учитывать: 1) влияние экологических условий и агротехнических приемов на характер и степень повреждений растений болезнями; 2) весь комплекс болезней, поражающих данный вид растений.

---

[1] Во время первой мировой войны отец ученого подал прошение на «высочайшее» имя о перемене фамилии Спангенберг на Спагоров. Просьба была удовлетворена. Однако Г. Е., не умевший и не желавший приспосабливаться к чему бы то ни было, возвратил себе прежнюю фамилию. Только в военном билете сохранилась двойная фамилия Спангенберг-Спагоров.

Такой широкий охват проблемы и вывод о влиянии агротехнических приемов возделывания на особенности проявления заболеваний растений были в ту пору новыми как для отечественных, так и для зарубежных исследователей и не сразу получили признание. Только после работ, проведенных Г. Е. и его сотрудниками в течение нескольких лет на Киевской опытной станции (1924—1928 гг.), эти выводы стали общепринятыми, их начали учитывать не только в фитопатологических исследованиях, но и при проведении опытов по борьбе с болезнями сельскохозяйственных растений в производственных условиях.

Результаты исследований болезней картофеля, проведенных на Киевской опытной станции, представляли большой интерес именно в связи с выдвинутой Г. Е. идеей о взаимосвязи вырождения картофеля с приемами его возделывания, т. е. с агротехническими условиями. Таким образом, общность воздействия такого фактора, как агротехника, на заражение разных видов сельскохозяйственных растений возбудителями различных болезней была доказана экспериментально.

Направленность проведенных исследований и выводы, к которым пришел Г. Е., показали, что автор уже в 20-е годы проявил глубокое понимание сложности всего комплекса условий, которые определяют рациональное построение системы защиты растений от болезней. В этот же период Г. Е. уделил большое внимание разработке теоретических основ вредоносности болезней сельскохозяйственных растений и изучению явления компенсации в сообществе здоровых и пораженных болезнями растений. Несомненный интерес представляет попытка использовать модельные опыты для выяснения вредоносности разных степеней заражения листьев злаковых растений ржавчиной. Для этой цели испытывали влияние различных типов механического повреждения листьев, имитирующих пятна ржавчины, на физиологические функции и развитие растений. Опыты, проводившиеся в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде (консультант — академик АН УССР В. Н. Любименко), позволили установить ряд строго обоснованных понятий о вредоносности, на основе которых было предложено дифференцировать меры борьбы при различных степенях заражения болезнями.

Исследования устойчивости хлебных злаков к повреждению болезнями были начаты Г. Е. еще в 1922 г. и проводились в течение ряда лет. Полученные результаты дали возможность обосновать некоторые общие закономерности, например большое постоянство признака устойчивости по отношению к головне у мягких пшениц по сравнению с твердыми. Г. Е. внес значительный научный вклад в разработку наиболее актуального раздела фитопатологии — борьбу с головней и ржавчиной хлебных злаков. Во время работы во Всесоюзном институте растениеводства (1934—1937 гг.) Г. Е. развернул большие и исключительно интересные исследования по устойчивости мировой коллекции хлебных злаков к ржавчине и головне и добился ценных результатов. Его доклад в мае 1937 г. на Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной (в г. Ворошиловске) привлек всеобщее внимание глубиной и оригинальным подходом. Приведенные в нем данные были широко использованы специалистами для правильной классификации видов и форм хлебных знаков по их устойчивости, а также для развития учения об иммунитете пшеницы и других злаков к инфекционным болезням.

Изучение теоретических основ явления компенсации в сообществе здоровых и больных растений потребовало внести значительные поправки в существовавшие тогда методы учета потерь урожая сельскохозяйственных растений, вызванных болезнями.

Особой заслугой Г. Е. Спангенберга является организация в 1930 г. (в год начала его работы во Всесоюзном институте защиты растений) Всесоюзной службы учета болезней и вредителей сельскохозяйственных культур. Основными задачами службы учета должны были стать не только сбор статистических материалов, но и накопление данных фенологических наблюдений для выяснения роли экологических условий в развитии болезней и вредителей, чтобы впоследствии на этой основе можно было планировать все мероприятия по защите растений. Такой подход к решению проблемы выбора оптимальных условий борьбы с вредителями был в ту пору новаторским. Значение экологических факторов во всех областях деятельности человека, включая такую, как эффективная защита урожая сельскохозяйственных культур от вредителей, стало предметом серьезного обсуждения только в наше время.

В подготовительную работу по организации службы учета (разработка методики учета, составление специальных инструкций по учету болезней и вредителей, ведение фенологических наблюдений и обработка полученных материалов) Г. Е. вложил много творческой выдумки, уделил большое внимание подготовке для нее квалифицированных кадров, привлек к этой работе сотрудников отдела фитопатологии и энтомологии ВИЗР. Всесоюзная служба учета, которую Г. Е. рассматривал как основу для планирования мероприятий по защите растений в производственных условиях, в последующие годы получила широкое развитие.

Результаты исследований, проведенных Г. Е. Спангенбергом в 1921—1927 гг., были опубликованы в статьях «Влияние полеводственных факторов на поражаемость пшеницы головней», «Методика искусственного заражения головней», «Шкалы устойчивости и поражаемости сортов пшеницы ржавчиной», «Пораженное поле как сообщество больных и здоровых особей», «Компенсация урожая в посевах, пораженных головней», «Метод глазомерной группировки при обследовании на поражаемость болезнями», «Географические опыты по оценке сортов озимых и яровых пшениц на устойчивость к твердой и пыльной головне» и в других работах, посвященных главным образом борьбе с головней и ржавчиной хлебов и болезням картофеля. Эти труды служат образцом целеустремленности ученого и иллюстрируют значение нового и плодотворного направления фитопатологии, одним из основоположников которой является Г. Е.

Как справедливо отмечали М. М. Якубцинер, Т. И. Федотова и П. Н. Чесноков (Ботанический журнал. 1965. Т. 50, № 4. С. 588—589), работы Г. Е. Спангенберга оставили глубокий след в разделах науки о защите растений, изучающих фитопатологию и иммунитет к инфекционным заболеваниям. Многие результаты его исследований вошли в учебники фитопатологии.

В марте 1938 г. Георгий Евгеньевич был арестован на опытной станции ВИР, в Отраде-Кубанской, где он вел подготовку к проведению обширных опытов с большой коллекцией хлебных злаков.

Убежденные в абсолютной несостоятельности обвинения Г. Е. во вредительстве, известные ученые, хорошо знавшие его по совместной работе, дали о нем отзывы, в которых характеризовали Г. Е. Спангенберга как видного ученого, еще в 20-е годы заложившего основы фитопатологии, решающей важные вопросы развития сельского хозяйства. Это были академик Н. И. Вавилов, профессора-фитопатологи Т. Д. Страхов, А. И. Боггардт, Н. А. Наумов, Т. И. Федотова. По тому времени самый факт такого заступничества был подвигом (особенно со стороны Н. И. Вавилова, который догадывался о своем надвигающемся аресте).

«Я знаю Георгия Евгеньевича Спангенберга, — писал Н. И. Вавилов, — как большого ученого — человека чрезвычайно преданного науке, исследователя, всецело отдавшего себя этому делу, не щадившего для науки ни времени, ни здоровья и тем самым вызывавшего всегда общее уважение тех, кто работал с ним. При этом работа его всегда была направлена на наиболее актуальные разделы, связанные с производством . . .».

В годы культа личности, гибельные для многих, оборвалась и жизнь Георгия Евгеньевича. Ныне доброе имя Г. Е. Спангенберга-Спагорова восстановлено. Советские ученые-растениеводы с благодарностью вспоминают Г. Е., который был большим ученым, чутким и отзывчивым человеком.

З. М. Эйдельман.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 IV 1989.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58.006 : 502.75

© 1990

Материалы к «Красной книге Удмуртии». Редкие и исчезающие виды растений и животных Удмуртии. — Ижевск: Удмуртия, 1988. 144 с. Т. 10 000.

V. V. SENTEMOV. MATERIALS FOR THE «RED BOOK» OF UDMURTIYA. RARE AND DISAPPEARING PLANT AND ANIMAL SPECIES OF UDMURTIYA. 1988

После выхода «Красной книги СССР» (1984) встал вопрос о выявлении тех объектов, «которые должны охраняться уже не в масштабах страны в целом, а по отдельным регионам, административно-территориальным единицам и хозяйствам» (Красная книга, 1975 : 9). Ботаниками Удмуртии проделана большая работа в этом направлении. При этом учитывалось, что природа республики, обладая большим своеобразием в силу географического положения Удмуртии в Предуралье, близ границы Европы с Азией, находится под значительным антропогенным воздействием в связи с высоким уровнем плотности населения и динамично развивающейся экономикой республики (Ильминских, 1987).

Первый список растений, требующих охраны на территории республики, был опубликован в 1980 г. (Ефимова и др., 1980). Он включал в себя 78 видов высших растений. В 1988 г. в издательстве «Удмуртия» выпущена рецензируемая книга. Она состоит из двух разделов: «Растения» и «Животные». Раздел «Растения» (с. 7—96) составлен сотрудниками Удмуртского университета с учетом всей литературы по флоре республики. Он содержит описание 148 видов растений из 54 семейств. Наибольшее количество редких и исчезающих растений представляют виды следующих семейств: *Orchidaceae* (20), *Asteraceae* (14), *Ranunculaceae* (12), *Cyperaceae* (9), *Poaceae* (8), *Caryophyllaceae* (5). Впервые в список редких и исчезающих растений, требующих первоочередной охраны, включены лишайники и грибы.

На территории республики целый ряд видов растений занимает краевые участки своего ареала или даже изолированные от основного ареала «островки». Так, изолированную часть ареала на Урале и в Предуралье имеют *Schizachne callosa* (Turcz.) Ohwi., *Carex pediformis* C. A. Mey.; восточную границу — *Primula veris* L.; северную — *Quercus robur* L., *Corylus avellana* L., *Stipa pennata* L., *Filipendula hexapetala* Gilib., *Cerasus fruticosa* (Pall.) Woronow, *Tilia cordata* Mill.; северо-восточную — *Aconitum lasiostomum* Reichenb; западную — *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom.; южную — *Carex media* R. Br. Известно, что генофонд популяций на краевых участках ареала несколько иной, чем на центральных. Многие из этих видов растений находятся под угрозой исчезновения, а такие виды, как *Adonis vernalis* L., *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries, *Agrostemma githago* L., *Sedum sexangulare* L., *Lathyrus litvinovii* Iljin, *Epilobium parviflorus* Schreb., *Trapa natans* L. s. l., *Digitalis grandiflora* Mill., *Petasites frigidus* (L.) Cass., вероятно, уже исчезли с территории Удмуртии. Флора республики богата реликтами: доледниковыми (*Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde), ледниковыми (*Rubus humulifolius* C. A. Mey., *Lathyrus litvinovii* Iljin), послеледниковыми (*Anemone sylvestris* L., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.). 78 видов, приведенных в списке, имеют на территории республики ограниченные местонахождения (для 49 видов известно лишь одно место произрастания, для 29 — два). Такие виды, как *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Anemone sylvestris* L., *Drosera rotundifolia* L., *Selinum carvifolia* L., *Knautia tatarica* (L.) Szabo, *Corallorhiza trifida* Chatel., более не встречаются в окрестностях городов Ижевска, Сарапула и в некоторых других местообитаниях; резко сократилась численность в недавнем прошлом злостного сорняка яровых посевов *Camelina sativa* (L.) Crantz. Могут исчезнуть *Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd., *Althaea officinalis* L., *Saxifraga hirculus* L., *Circaea lutetiana* L., *Angelica palustris* (Bess.) Hoffm., *Lonicera altaica* Pall. ex DC., *Gentiana pneumonanthe* L. в результате затопления, мелиоративных работ, рубок леса, расширения территории городов и рабочих поселков. Все эти виды растений требуют разработки мер срочной охраны, поэтому выход рецензируемой книги является весьма своевременным.

Каждый вид растений, включенный в книгу, получил оценку по 4-балльной шкале категорий статуса, рекомендованной Комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы. В рецензируемую книгу вошли представители со статусом 0-II. Чтобы не перегружать список объектов, требующих охраны, авторы не включили в него высшие растения с сокращающейся численностью (статус III). Но эти виды упомянуты в соответствующих их систематическому положению местах. Не включены в список и неопределенные виды (статус IV). Следует отметить, что виды с сокращающейся численностью и неопределенные виды (статус III и IV) частично вошли в ранее опубликованный список (Ефимова и др., 1980). Каждому виду растений в книге даны научное латинское название по современным сводкам, научное русское название, для ряда видов — русское и удмуртское народные названия (удмуртские названия собрал Н. Г. Ильминских). Отделы (типы) и классы растений расположены от наиболее совершенных к менее совершенным; отряды и семейства — по новейшим естественным системам. В пределах семейств сначала идут роды и виды, находящиеся в более угрожающем положении: виды «Красной книги СССР», затем виды со статусом 0, I, II. Описанию видов предпосланы краткие сведения о крупных таксонах с указанием числа видов, обитающих в республике. В некоторых случаях сюда же выделен и описательный материал, общий для видов данной группы. Для каждого вида даны цветные иллюстрации (художник А. В. Фертиков) и карты ареалов (выполнены В. А. Шадриным). Указания на местонахождение растений приведены с точностью до административного района, что является оправданным.

Следует отметить, что книга подготовлена с большой любовью. Однако не все систематические группы растений представлены в ней с желвемой полнотой. Из-за слабой изученности в книгу не вошли водоросли. Не представлены в ней и мхи, изученные достаточно полно (Ефимова и др., 1972; Ложкина, 1977). На карте ареала *Dianthus borbasii* Vandas (с. 46) не указано его местонахождение в Увинском р-не (Ефимова и др., 1971). Не указано твкже местонахождение *Ranunculus flammula* L. (с. 39) в Воткинском р-не. *Aconitum lasiostomum* Reichenb назван борцом шерстистоусым (с. 41). По мнению рецензента, следовало бы отнести к исчезающим на территории республики видам, нуждающимся в первоочередной охране, *Goodyera repens* (L.) R. Br., который может исчезнуть в связи с интенсивной вырубкой леса. Указанные недостатки являются мелкими, не снижающими общей высокой оценки книги, но на которые следует обратить внимание при ее переиздании. Следует отметить, что ее десятитысячный тираж мгновенно разошелся с полок магазинов и книга стала библиографической редкостью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ефимова Т. П., Ложкина Н. В., Тычинин В. А., Баранов Е. И. Растительность // Природа Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972. С. 145—201. — *Ефимова Т. П., Сентемов В. В.*, *Сентемова А. В.* Новые для Удмуртии виды растений // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 3. С. 438—440. — *Ефимова Т. П., Сентемов В. В., Туганаев В. В.* Редкие растения Удмуртии // Растительный мир Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1980. С. 8—30. — *Ильминских Н. Г.* О необходимости создания Красной книги Удмуртской АССР // Человек и окружающая среда. Устинов: Изд-во УдГУ, 1987. С. 22—24. — *Красная* книга: Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1975. 204 с. —*Красная* книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 1. 392 с.; Т. 2. 480 с. — *Ложкина Н. В.*, Мхи антропогенных местообитаний Удмуртии // Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск: Изд-во УдГУ, 1977. С. 95—96.

В. В. Сентемов.

Ижевский сельскохозяйственный институт.

Получено 6 III 1989.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57)

© 1990

УЧРЕДИТЕЛЬНЫЙ СЪЕЗД ОБЩЕСТВА ЛЕСОВОДОВ СССР

V. G. SERGIENKO. THE CONSTITUENT CONGRESS OF THE FORESTERS' SOCIETY OF THE USSR

В жизни естественно-научной общественности произошло важное событие. С 25 по 26 X 1989 г. в г. Ленинграде состоялся Учредительный съезд Общества лесоводов СССР. Инициаторами-учредителями создания Общества являются Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Ленинградская лесотехническая академия, Московский лесотехнический институт, Всесоюзный научно-исследовательский институт лесоводства и механизации, отраслевой научный комплекс ВАСХНИЛ, редакция журнала «Лесное хозяйство».

В работе съезда приняли участие 205 делегатов от организаций и предприятий лесного хозяйства. Наиболее представительной была делегация Минлесхоза РСФСР (58 человек). Научно-исследовательские и проектные институты были представлены 44 делегатами, высшие учебные заведения — 38, техникумы — 10. От Центрального правления, республиканских и областных правлений Всесоюзного лесного научно-технического общества (ВЛНТО) — 14 человек, от Государственного комитета СССР по лесу — 4 человека. Республики представлены в следующем составе: Украина — 11 делегатов, Белоруссия — 5, Эстония — 2, Туркмения — 2, Молдавия, Азербайджан, Казахстан — по 1 делегату. В работе участвовали также и представители других организаций — Общества охраны природы, объединений «Леспроект», «Ленлес» и Гипролестранс. Присутствовали представители прессы — журнал «Лесное хозяйство», газеты «Смена» и «Лесотехник».

Актуальность создания Общества лесоводов СССР обусловлена значимостью леса в системе оптимального природопользования и ухудшением экологической обстановки. Леса Земли — один из главных природных механизмов, поддерживающих и восстанавливающих условия жизни на планете. Именно леса поглощают поступающую в атмосферу углекислоту, пополняют запас сжигаемого нами кислорода, очищают воду, регулируют ее поступление в реки, защищают нас от вредных выбросов промышленных предприятий. Леса благотворно влияют на среду нашего обитания, поддерживая экологическое равновесие в природе.

Вступительным словом открыл съезд академик ВАСХНИЛ **И. С. Мелехов** (Москва). Он сказал, что возобновляемая деятельность Общества, которое является преемником существовавших ранее в России лесных обществ, обусловлена необходимостью мобилизации профессионально-общественных сил в защиту леса как компонента биосферы против расточительства лесных богатств. Задачи Общества должны смыкаться с задачами других общественных организаций, в частности с задачами Общества охраны природы и ВЛНТО.

С программным докладом на съезде выступил председатель Оргкомитета член-корреспондент ВАСХНИЛ **Д. П. Столяров** (Ленинград). Докладчик представил анализ состояния и перспектив развития научных исследований в лесном хозяйстве. Охарактеризовал прогноз и политику в области лесопользования, лесовосстановления и лесоохраны. Отметил также и отрицательные моменты, которые ведут к нерациональному лесопользованию. Так, например, рубки притундровых и горных лесов в районах вечной мерзлоты с низкопродуктивными лесами приводят к необратимым последствиям для экологических систем. Используемые способы и организация промышленной заготовки древесины сопряжены с колоссальными ее потерями, исключением возможности естественного возобновления лесов, ухудшением их состава и снижением продуктивности лесов и плодородия почв. В ряде регионов продолжаются перерубы расчетных лесосек. В заключение отмечалось, что Общество должно бороться против существующей равноведомственной подчиненности в использовании отдельных компонентов лесной среды и расчленения лесов как целостной экосистемы на составляющие их элементы — почву, фито- и зооценозы.

В другом развернутом докладе «Важнейшие направления и задачи экономической и организационной перестройки лесного хозяйства страны» председателя Госкомлеса СССР академика ВАСХНИЛ **А. С. Исаева** была раскрыта концепция развития леса до 2005 г. Отмечено, что работы по осуществлению этой программы будут вестись по 5 основным направлениям: лесоводство с лесовосстановлением, лесопользование, экономика ведения лесного хозяйства, охрана и защита леса с привлечением государственного контроля на правовой основе, социальное развитие и подготовка кадров. Говоря о роли Общества лесоводов СССР, академик А. С. Исаев сказал, что оно должно вести широкую воспитательную работу по формированию высоконравственного экологического мировоззрения населения и опираться не только на профессионалов и руководителей местных Советов, но и на помощь друзей леса.

Около 30 участников съезда выступили с предложениями по организации работы Общества, с дополнениями и изменениями к проектам Программы и Устава Общества. Наиболее интересными были следующие сообщения. Об истории и задачах ВЛНТО и лесном движении в России с середины прошлого века рассказал **Н. К. Булгаков** (Москва). Он подчеркнул необходимость разграничения сфер деятельности между ВЛНТО и создаваемым Обществом лесоводов СССР. На вопросах лесовосстановления дубрав и буковых лесов на Украине и роли экологического образования остановился в своем докладе **М. П. Горошко** (Львов). **Г. И. Редько** (Ленинград) подчеркнул, что необходимо возродить традицию созыва лесных съездов. **А. Г. Мошкалев** (Ленинград) рассказал о роли леса и проблемах использования древесины в стране. О задачах Общества и его структуре высказал свои соображения **С. Н. Сеннов** (Ленинград). **В. А. Ипатьев** (Минск) сообщил о ведении лесного хозяйства в Белоруссии и охране природы в Беловежской пуще и других заповедных территориях.

На съезде были избраны руководящие органы Общества лесоводов СССР: Центральный Совет в количестве 31 человека, президент Общества — член-корреспондент ВАСХНИЛ Д. П. Столяров (Ленинград), вице-президенты — И. В. Шутов (Ленинград), А. Ф. Чмыр (Ленинград), П. Ф. Барсуков (Москва), ученый секретарь Л. В. Щербаков (Ленинград). Выборы Ревизионной комиссии, казначея и главного редактора «Известий» (печатного органа Общества) перенесены на заседание Центрального совета. На основании проведенной дискуссии съезд принял Программу и Устав Общества и обращение к лесоводам страны и депутатам Верховного Совета СССР.

В. Г. Сергиенко.

Ленинградский научно-исследовательский
институт лесного хозяйства.

Получено 2 XI 1989.

CONTENTS

Page

Sedova T. V. Patterns of the *Zygnema* (*Conjugatophyceae*, *Chlorophyta*) nucleus and pyrenoid behaviour during division 593

Vereshchagina V. A., Kolyasnikova N. L. Embryology of some perennial species of *Medicago* (*Fabaceae*) 604

Oganezova G. G. Seed and fruit anatomy of some *Amaryllidaceae* in connection with their systematics and phylogeny 615

COMMUNICATIONS 631

Vetrova Z. I., Okhapkin A. G. Representatives of *Raphidophyta* in reservoirs of the Soviet Union 631

Bardunov L. V. The East-Asiatic species in the moss flora of the Southern Siberia 636

Gureyeva I. I. Sporophyte ontogeny and age composition of the *Dryopteris filix-mas* coenopopulations in the northern low-mountains of the Kuznetsk Alatau 643

Abramova L. I. Caryological study of the polyploid species of *Polygonatum* (*Convallariaceae*) from the Soviet Union 652

Levichev I. G. On age variation and hybridization of some representatives of *Gagea* (*Liliaceae*) 658

Guendels T. V. Leaf vascular system in the genus *Magnolia* (*Magnoliaceae*) 667

Umarov M. U., Chavchavadze E. S. Structural changes of wood in *Periploca graeca* (*Asclepiadaceae*) in connection with environmental conditions 675

Deyeva N. M. Seasonal development of plants from the north-west of the Putorana plateau 682

Polyanskaya A. V. Changes of species composition of vegetative communities in the Samur river delta under the impact of anthropogenic factors 693

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 697

Takhtajan A. L. *Mystropetalaceae* — a new family of the order *Balanophorales* 697

Maslova N. P., Fotyanova L. I. Revision of *Platanus mabutii* (*Platanaceae*) and the new paleogenic species of this genus from the Far East 699

Aralbaev N. K. A note on *Lappula coronifera* (*Boraginaceae*) 707

Geldikhanov A. M. Notes on some members of the *Apiaceae* in the flora of Turkmenistan 708

Roskov Yu. R. The new species and new nomenclature combinations in the genera *Lupinaster*, *Chrysaspis*, *Trifolium* and *Amoria* (*Fabaceae*) 715

FLORISTIC FINDINGS 721

Averyanov L. V., Duong Duc Huyen. New and rare species of the *Orchidaceae* family in the Vietnamese flora 721

Sukhankuliyev Kh. K. A record of *Zeuxine strateumatica* (*Orchidaceae*) in Turkmenistan 724

Stepanov N. V. Floristic records in the Krasnoyarsk Territory 725

Fedina L. A. The new species of vascular plants from the Ussuri Reservation 729

METHODS OF THE BOTANICAL RESEARCH 732

Sirenko I. P., Bukhtiyarova L. N. Application of the information system for floristic-systematic and ecological-biological investigations of diatom algae 732

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 738

Antipin V. K., Tokarev P. N. Bogs — monuments of nature of Karelia 738

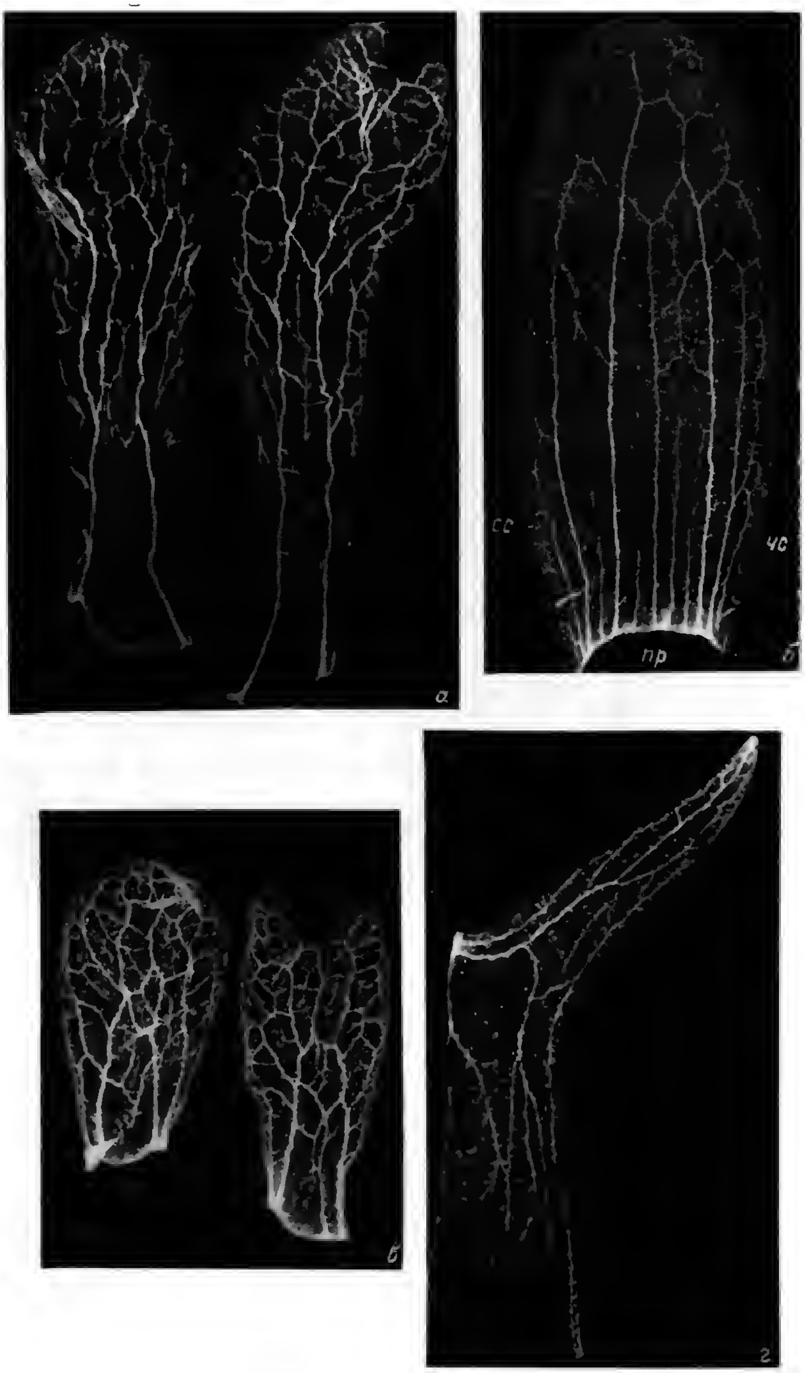


Таблица. Прилистники в роде *Magnolia*.

а — *M. soulangeana*, *б* — *M. acuminata*, *в* — *M. liliflora*, *г* — *M. coco*; *чс* — черешковая сторона прилистника, *сс* — стеблевая сторона, *пр* — прилистниковый рубец.

К ст. М. У. Умарова, Е. С. Чавчавадзе, с. 677

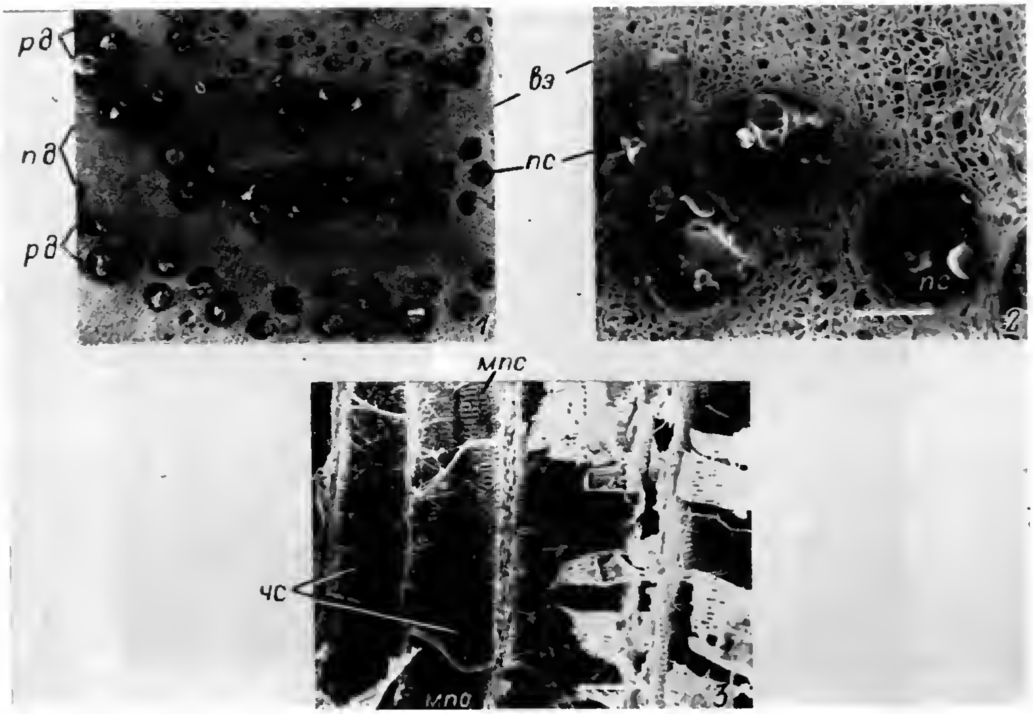


Таблица I. Древесина обвойника греческого из долины р. Терек (СЭМ).

1 — слои прироста выражены отчетливо: кольца просветов сосудов (*пс*) ранней древесины (*рд*) чередуются с плотной массой толстостенных волокнистых элементов (*вэ*) поздней древесины (*пд*); поперечный срез, ×40; 2 — то же самое, ×200; 3 — широкие членики сосудов (*чс*) без клювиков, межсосудистая поровость супротивная (*мпс*) и очередная (*мпо*); тангентальный срез, ×200.

К с. 677.

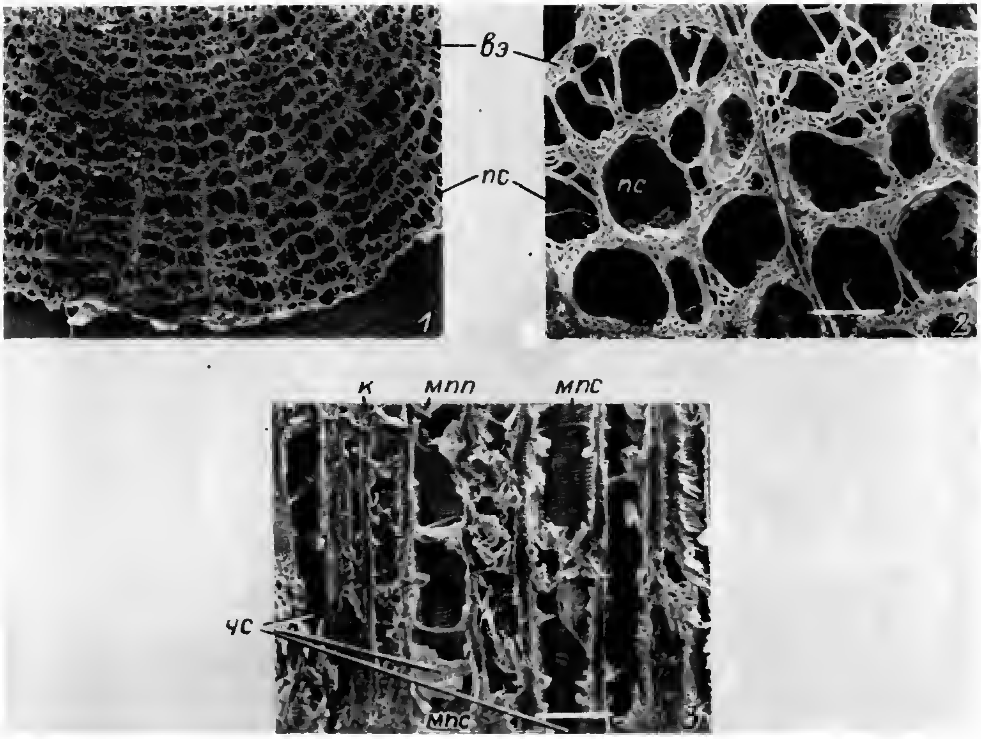


Таблица II. Древесина обвойника греческого из долины р. Сунжа (СЭМ).

1 — слои прироста не выражены, древесина состоит в основном из члеников сосудов, просветы которых (*пс*) имеют различную величину; поперечный срез, ×40; *2* — то же самое, ×200; *3* — членики сосудов (*чс*) с клювиками (*к*) и без клювиков, межсосудистая поровость лестничная (*мпл*), переходная (*мпп*), супротивная (*мпс*); тангентальный срез, ×200.

К ст. Н. П. Масловой, Л. И. Фотьяновой. с. 702

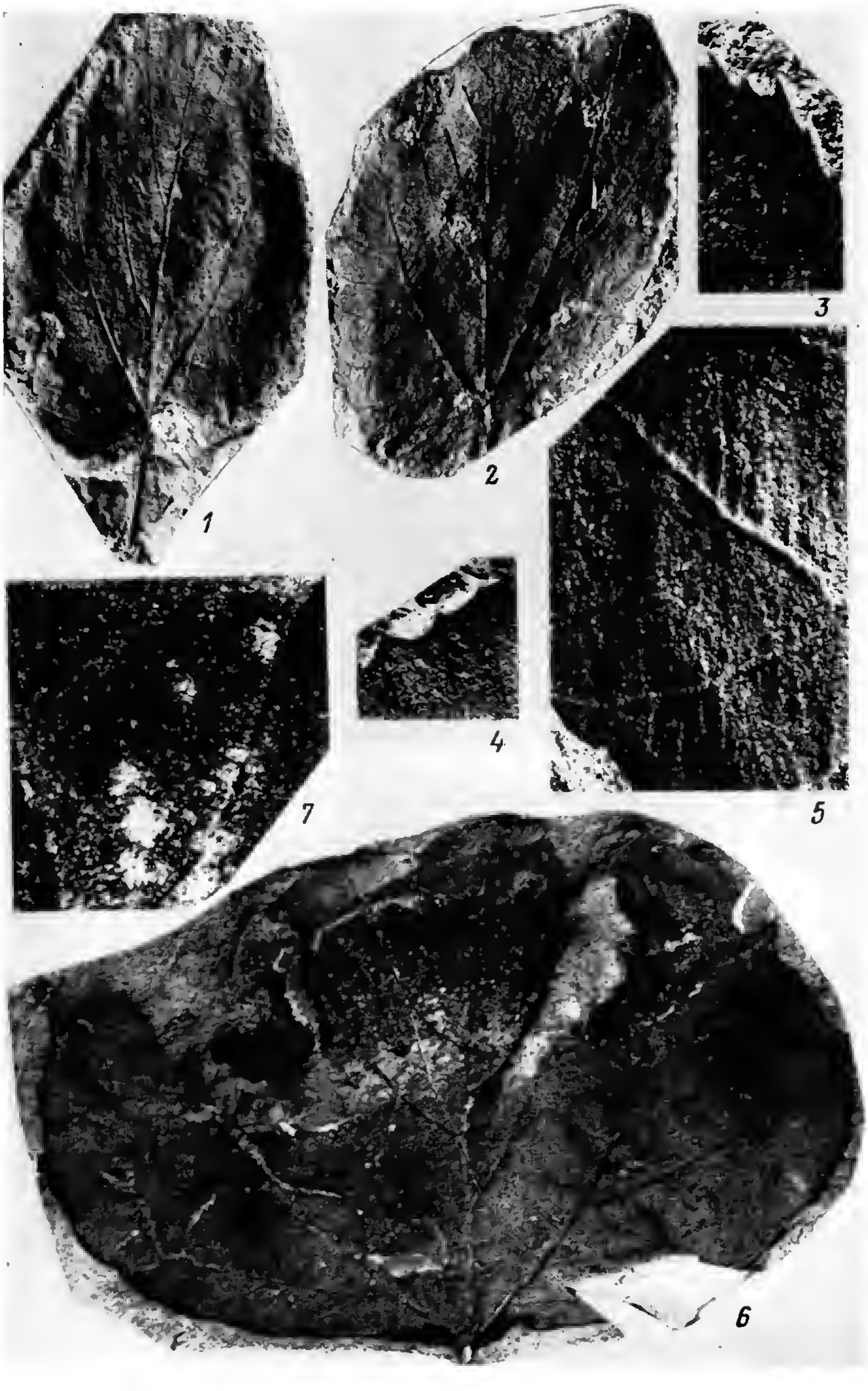


Таблица I. *Platanus asymmetrica* (*1—5*), *P. mabutii* (*6—7*).

1 — отп. 4255/4-1, голотип; *2* — отп. 4255/4-2; *3*, *4* — отп. 4255/4-1, ×3, зубчатость края; *5* — отп. 4255/4-2, ×3, деталь жилкования; *6* — отп. 4253/2Ж-13; *7* — то же, ×3, деталь жилкования.

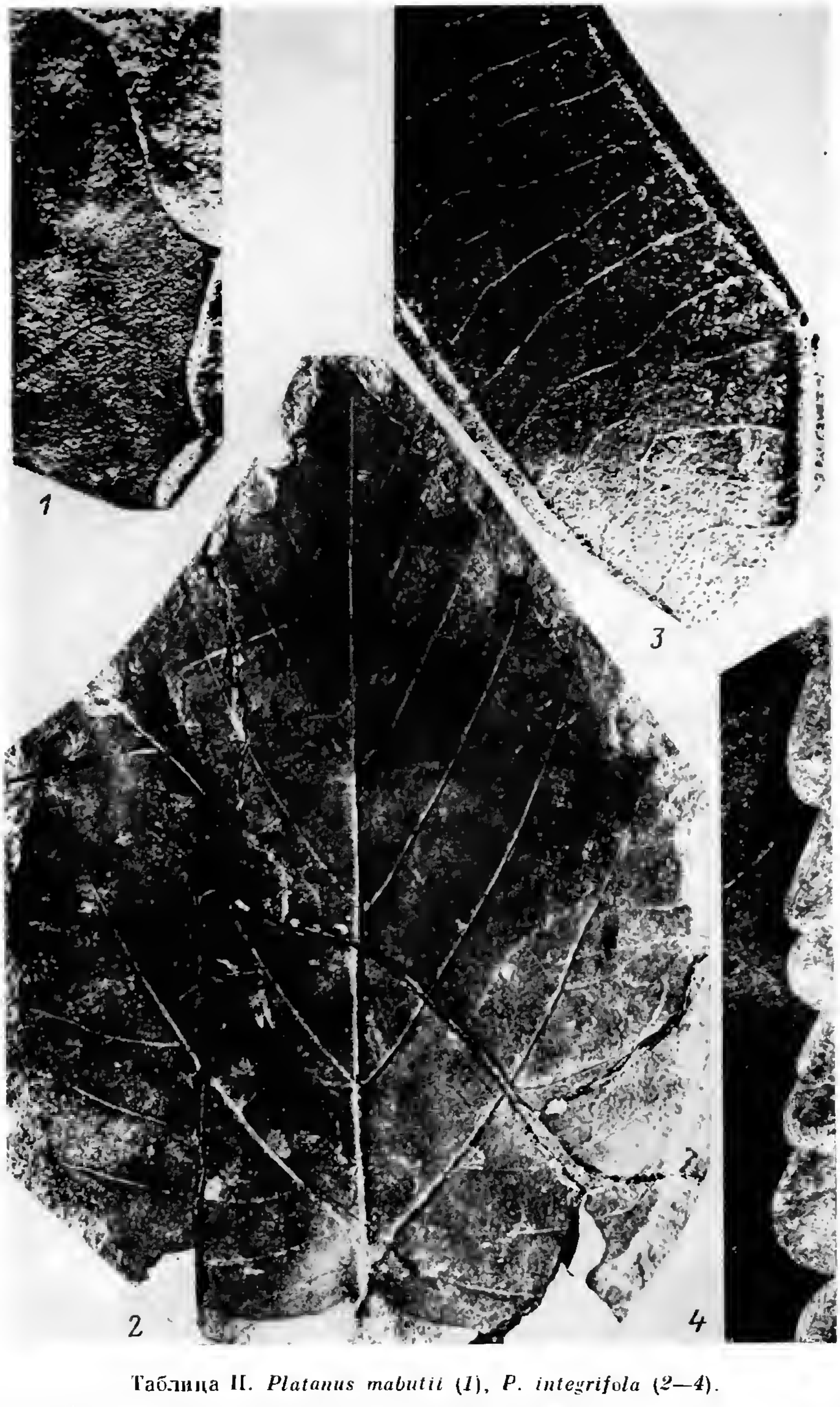


Таблица II. *Platanus mabutii* (*1*), *P. integrifola* (*2—4*).

1 — отп. 4253/2Ж-13, ×3, зубчатость края; *2* — отп. 4257/17-22, голотип; *3* — то же, ×3, деталь жилкования; *4* — то же, ×2, зубчатость края.

К ст. А. М. Гельдиханова, с. 713

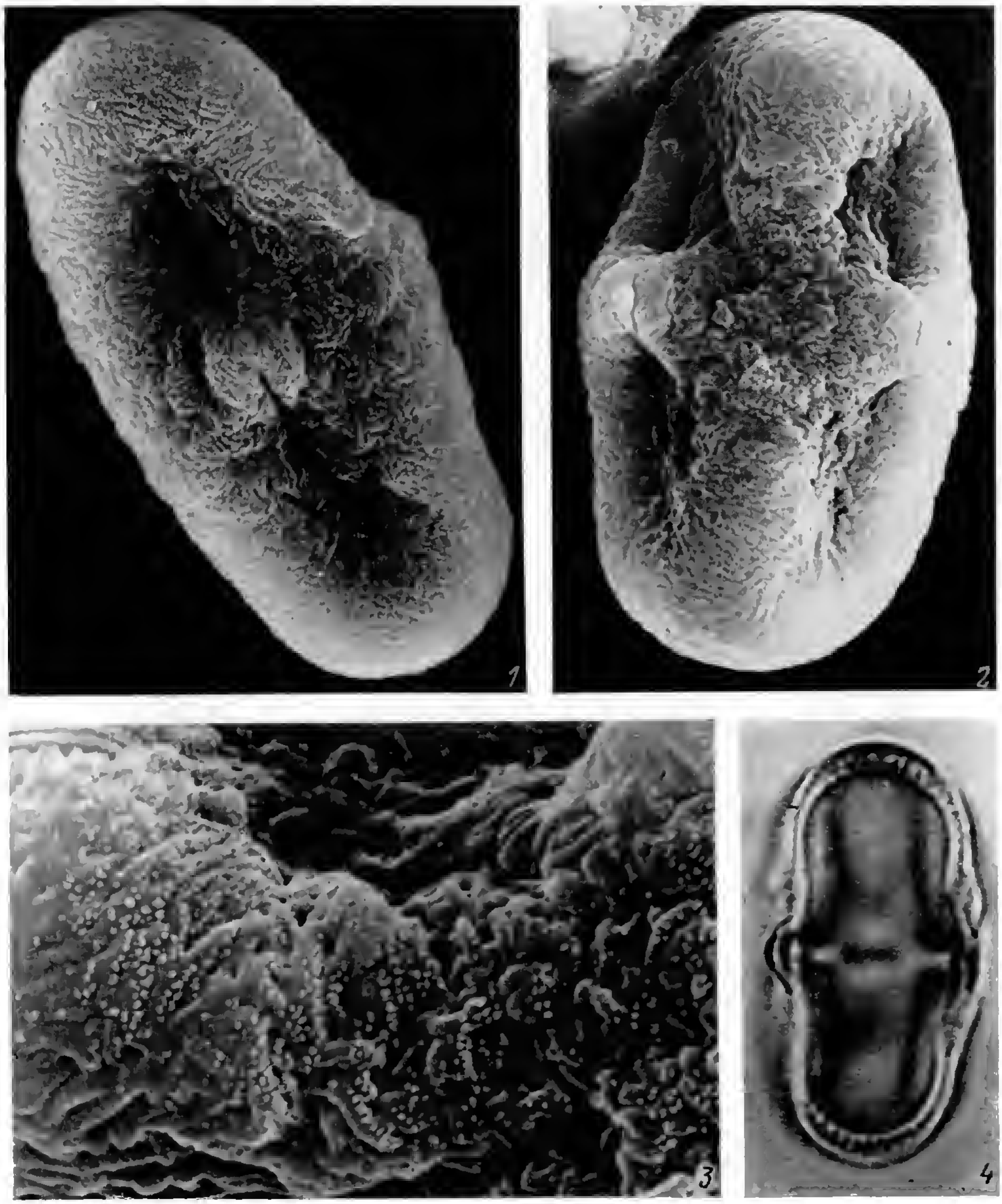


Таблица I. Пыльцевые зерна *Ormopterum turcomanicum*.

1, *2* — ×4000, СЭМ; *3* 11 250, СЭМ; *4* — СМ.

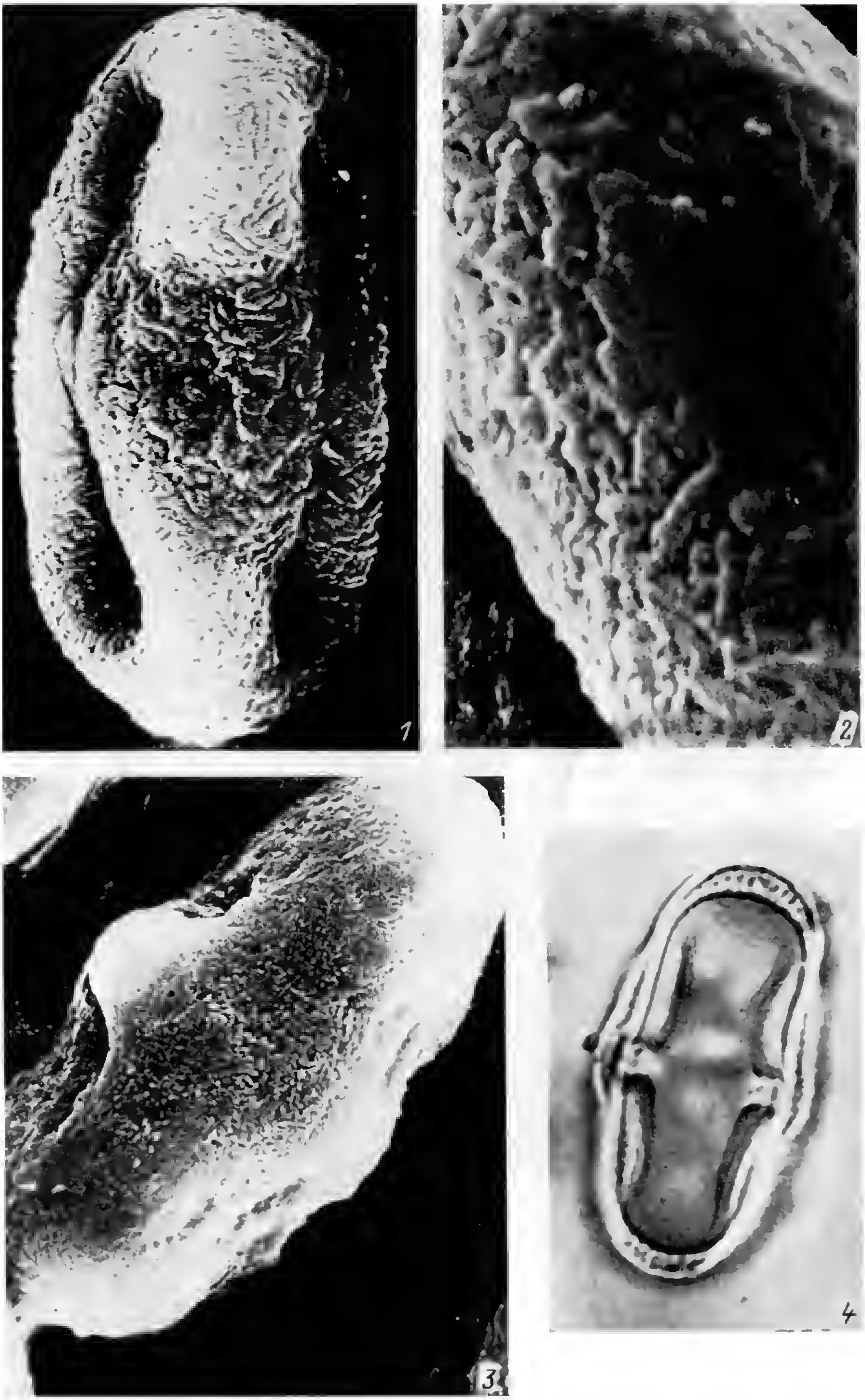


Таблица II. Пыльцевые зерна *Hyalolaena jaxartica*.
1 — ×4050, СЭМ; *2* — ×11 250, СЭМ; *3* — ×3300, СЭМ; *4* — СМ.

К с. 714

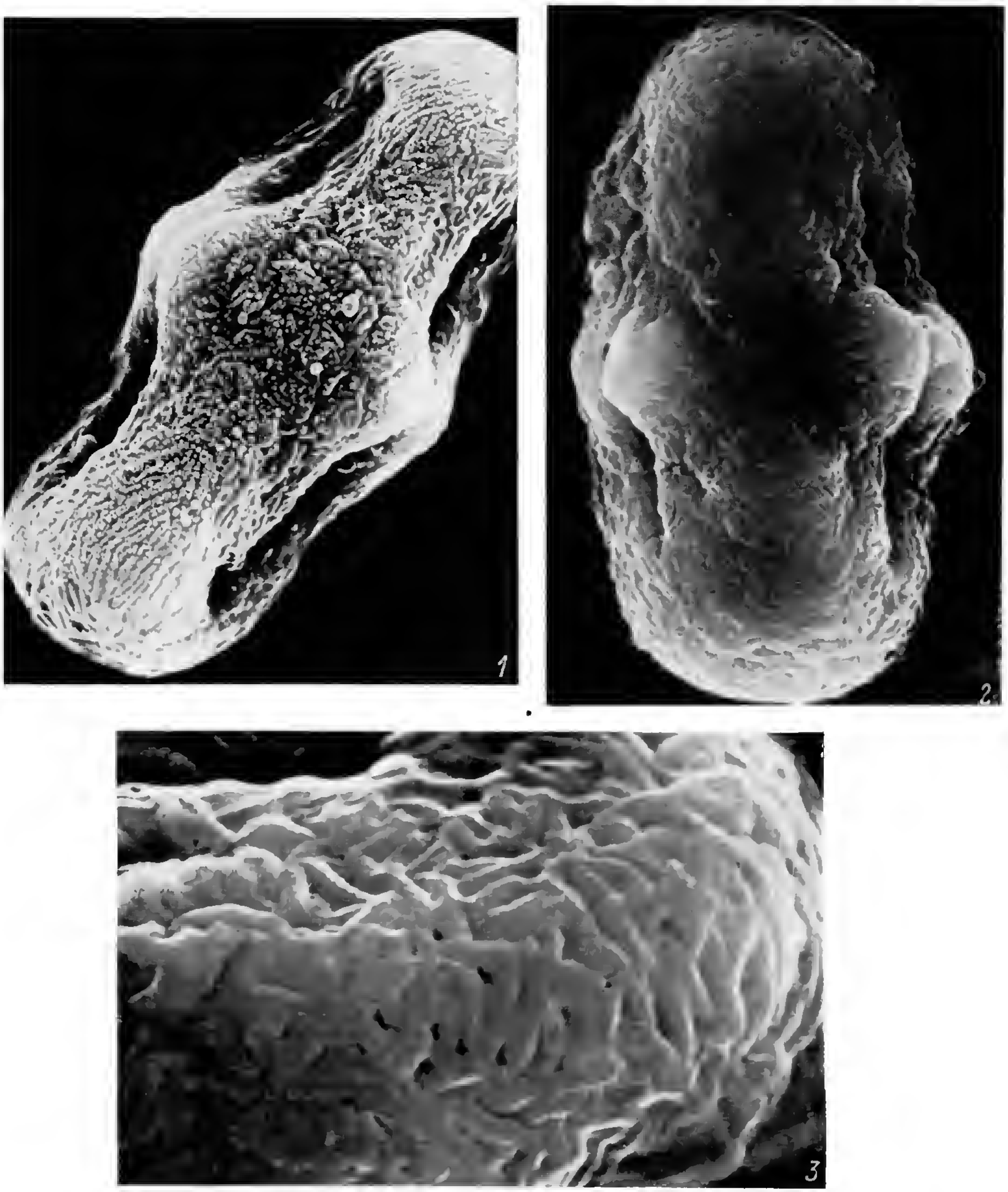


Таблица III. Пыльцевые зерна *Hyalolaena lipskyi*, СЭМ.

1 — ×4050, *2* — ×3600, *3* — ×11 250.

Page

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES . . . 743

Eydelman Z. M. In the memory of G. E. Spangenberg-Spagorov (to the centenary from his birth) . . . 743

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY . . . 747

Sentemov V. V. Materials for the «Red Book» of Udmurtiya. Rare and disappearing plant and animal species of Udmurtiya. 1988 . . . 747

CHRONICLE . . . 750

Sergienko V. G. The Constituent Congress of the Foresters' Society of the USSR . . . 750

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Седова Т. В. Особенности поведения ядра и пиреноида у *Zygnema* (*Conjugatophyceae*, *Chlorophyta*) во время деления . . . 593
Верещагина В. А., Колясникова Н. Л. Эмбриология некоторых многолетних видов люцерны (*Medicago*, *Fabaceae*) . . . 604
Оганезова Г. Г. Особенности анатомической структуры семени некоторых амариллисовых (*Amaryllidaceae*) в связи с их систематикой и филогенией . . . 615

СООБЩЕНИЯ . . . 631

Ветрова З. И., Охапкин А. Г. Представители *Raphidophyta* в водоемах Советского Союза . . . 631
Бардунов Л. В. Восточноазиатские виды во флоре мхов Южной Сибири . . . 636
Гуреева И. И. Онтогенез спорофита и возрастной состав ценопопуляций *Dryopteris filix-mas* в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау . . . 643
Абрамова Л. И. Кариологическое изучение полиплоидных купен (*Polygonatum*, *Convallariaceae*), произрастающих на территории Советского Союза . . . 652
Левичев И. Г. О возрастной изменчивости и гибридизации у некоторых представителей *Gagea* (*Liliaceae*) . . . 658
Гендельс Т. В. Проводящая система листа у представителей рода *Magnolia* (*Magnoliaceae*) . . . 667
Умаров М. У., Чавчавадзе Е. С. Структурные изменения древесины *Periploca graeca* (*Asclepiadaceae*) в связи с условиями обитания . . . 675
Деева Н. М. Сезонное развитие растений северо-запада плато Путорана . . . 682
Полянская А. В. Изменение видового состава растительных сообществ дельты реки Самур под влиянием антропогенных факторов . . . 693

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 697

Тахтаджян А. Л. *Mystropetalaceae* — новое семейство порядка *Balanophorales* . . . 697
Маслова Н. П., Фотьянова Л. И. Ревизия *Platanus mabutii* (*Platanaceae*) и новые виды палеогеновых платанов Дальнего Востока . . . 699
Аралбаев Н. К. Заметка о *Lappula coronifera* (*Boraginaceae*) . . . 707
Гельдиханов А. М. Заметки о зонтичных (*Apiaceae*) флоры Туркмении . . . 708
Росков Ю. Р. Новые виды и новые номенклатурные комбинации в родах *Lupinaster*, *Chrysaspis*, *Trifolium* и *Amoria* (*Fabaceae*) . . . 715

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 721

Аверьянов Л. В., Зыонг Дык Гуен. Новые и редкие виды семейства *Orchidaceae* во флоре Вьетнама . . . 721
Суханкулиев Х. К. Находка *Zeuxine strateumatica* (*Orchidaceae*) в Туркменистане . . . 724
Степанов Н. В. Флористические находки в Красноярском крае . . . 725
Федина Л. А. Новые виды сосудистых растений Уссурийского заповедника . . . 729

1 р. 90 к.

Индекс
70056

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 732

Сиренко И. П., Бухтиярова Л. Н. Применение информационной системы для флористико-систематических и эколого-биологических исследований диатомовых водорослей 732

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 738

Антипин В. К., Токарев П. Н. Болота — памятники природы Карелии 738

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 743

Эйдельман З. М. Памяти Г. Е. Спангенберга-Снагорова (к 100-летию со дня рождения) 743

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 747

Септемов В. В. Материалы к «Красной книге» Удмуртии. Редкие и исчезающие виды растений и животных Удмуртии. 1988 747

ХРОНИКА 750

Сергиенко В. Г. Учредительный съезд Общества лесоводов СССР 750

ISSN 006—8136. *Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 5. 593—752.*